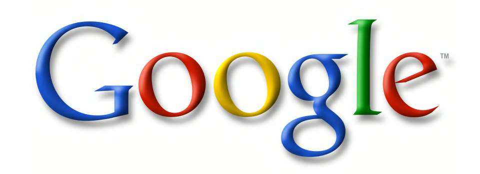
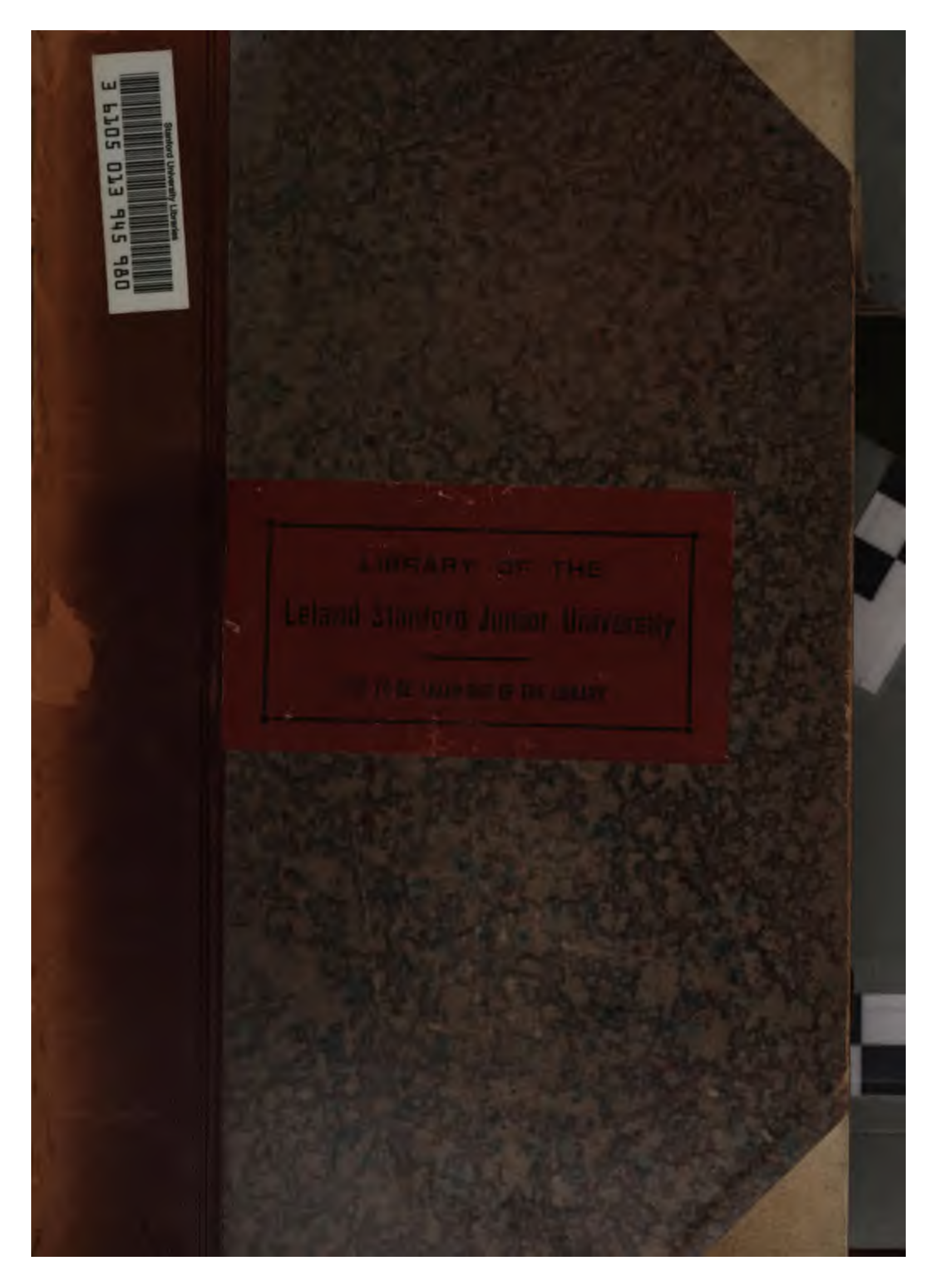



LIBRARY OF THE
Leland Stanford Junior University



JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik.

Herausgegeben

von

Dr. N. Pringsheim.

Zwölfter Band.

Mit 36 zum Theil farbigen Tafeln.

Leipzig, 1879—1881.

Verlag von Wilh. Engelmann.



Inhalt

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichniss.

Verzeichniss der Tafeln.

Ueber erbliche Knollen- und Laubsprossenbildung an den Wurzeln von Wruken (Brassica Napus L.).

Von

Robert Caspary.

Eine interessante Arbeit Woronin's (Pringsheim, Jahrb. für wissenschaftl. Botanik XI. Bd. 548) hat den Schleier über die Ursache der Kropfkrankheit der Wurzeln der Kohlarten gelüftet. Woronin weist nach, dass die monstrosen Anschwellungen durch einen Myxomyceten: Plasmodiophora Brassicae Woron. entstehen. Fast gleichzeitig mit der Arbeit Woronin's erhielt ich glücklicher Weise von dem Gärtner R. Müller, Neustadt'er Feld, Elbing, kropfige Weiss- und Blumenkohlpflanzen, so dass ich an ihnen die Krankheit studiren konnte. Es war das erste Mal, dass ich kropfige Kohlpflanzen sah, obgleich ich 7 Jahre Vorsitzender des hiesigen Gartenbauvereins gewesen bin, in welchem Pflanzen, die in verschiedenster Weise krank waren, von den Mitgliedern fortgesetzt zur Besprechung vorgelegt wurden und obgleich ich jetzt fast von allen Gärtnern und Landleuten, bei welchen ich mich nach der Krankheit erkundigte, erfuhr, dass sie dieselbe nicht blos kennen, sondern dass öfters sehr starke Verheerungen durch sie an den Kohlpflanzen angerichtet werden. Ich erhielt bei weiterer Umfrage ferner kropfige Weisskohlpflanzen mit *Plasmodiophora* von dem Grundstück No. 14 der Vorderhufen bei Königsberg vom Gärtner A. Jaquet, aus einer moorigen Vertiefung, die erst im zweiten Jahr nach der Urbarmachung bebaut war und wo auch im vorigen Jahre Weisskohl gestanden hatte; viele Morgen angrenzenden höheren Landes, auch mit Weisskohl bestellt, hatten nur gesunde Pflanzen. Dann empfing ich kropfigen Weiss-

und Blumenkohl aus dem Gutsgarten des Herrn Amtsrath Patzig auf Posorten bei Allenstein, Kreis Allenstein, und kropfigen Weisskohl aus dem Schlossgarten von Arklitten, Kreis Gerdauen, Wohnort des Herrn Grafen Egloffstein.

So weit ich nach diesem Material Plasmodiophora Brassicae bisher kennen gelernt habe, kann ich Woronin's Angaben bestätigen. Nur in einem Punkt finde ich die Sporen der Plasmodiophora von all den vier angeführten Fundorten von Woronin's Beschreibung abweichend; er schreibt ihnen einen Durchmesser von 0,0016 mm. zu, sie sind aber 0,0028 – 0,0043 mm. im Durchmesser, meist 0,0035 mm., also mehr als das Doppelte so gross als Woronin angiebt.

Es hat Woronin zu der durch Plasmodiophora Brassicae verursachten Kropfkrankheit der Kohlwurzeln jedoch überhaupt alle bisher beobachteten knolligen Anschwellungen der Kohlartenwurzeln gezogen, sowohl solche, welche Gallen von Insekten sind, als auch diejenigen Knollen, die ich (Schriften der phys.-ökon. Gesellschaft zu Königsberg. Jahrgang 1873, 14. Bd. p. 109, Taf. XIV. Jahrgang 1875, 16. Bd. Sitzungsberichte s. Gardener's Chronicle New Ser. 1877 vol. 7. pag. 148 mit Abbildung p. 149[1]) und p. 247) an Wurzeln von Brassica Napus beschrieben habe. Es hat Professor Julius Kühn (Deutsche landwirthschaftl. Zeitung 1878 No. 85) in Bezug auf einige durch Käfer an Kohlwurzeln verursachte Gallen gegen Woronin's Ansichten Einwendungen erhoben. Ich schreibe diese Zeilen, um nachzuweisen, dass in Bezug auf die von mir beschriebenen Knollen jener Brassica Napus Woronin's Ansicht ebenfalls unrichtig ist. Es sei mir gestattet, so weit nöthig, kurz die früher gemachten Mittheilungen über jene Wruke zusammenzufassen und bis zur Gewinnung der Samen ihrer vierten Generation zu vervollständigen.

Unter dem 21. Oktober 1873 schickte mir Herr John Reitenbach auf Plicken bei Gumbinnen eine einzige „pommersche Kannenwruke" mit einer Menge von kleinen Knollen von Senfkorn- bis Wallnussgrösse am untern Theil der länglich-eiförmigen Hauptwurzel, von denen mehrere eine Erscheinung zeigten, die mir völlig neu und

1) Die Unterschrift dieser Abbildung: „Brassica Rapa" ist in Brassica Napus zu verbessern.

wohl auf knolligen monstrosen Wurzelgebilden bis dahin nicht beobachtet war, dass sie nämlich Laubsprosse besassen. Von Pilz, Insekt oder äusserer Beschädigung, die muthmasslich eine Veranlassung zur Bildung der Knollen gegeben haben konnte, zeigte sich trotz sorgfältiger anatomischer Untersuchung keine Spur. Ein solch auffallendes Gebilde, wie Plasmodiophora es ist, hätte mir nicht entgehen können, wenn es da gewesen wäre. Es wurden von der Wruke etwa ein Dutzend Knöllchen mit mehr oder weniger entwickelten Laubsprossen abgenommen, in Töpfe mit Erde gepflanzt und der Versuch gemacht, daraus neue Pflanzen zu erziehen. Die Laubsprosse wuchsen heran, gingen aber alle bis auf einen gegen das Frühjahr 1874 zu Grunde. Dieser eine Spross wurde in's freie Land gesetzt, entwickelte sich zur kräftigen, wenn auch nicht hohen Pflanze, erlangte eine Grösse von etwa 1½ Fuss, blühte und trug auch Samen. Es war das erste Mal, so weit mir bekannt, dass aus einem Laubspross einer monstrosen Wurzelknolle eine selbstständige, sogar blühende und fruchttragende Pflanze erzogen war. Im Frühjahr 1875 wurden einige der von dieser Wruke geernteten Samen in Töpfe gesät. Sie gingen vortrefflich auf und ein Theil der Sämlinge wurde ins freie Land gesetzt. Ende Oktober 1875 wurden die grossen kräftigen Pflanzen, zu denen die Sämlinge erwachsen waren, aus der Erde genommen und es zeigte sich nun, dass 1) alle 38 Pflanzen, die gezogen waren, ohne Ausnahme knollige Bildungen an der Hauptwurzel und an den Nebenwurzeln 1. und 2. Grades hatten und dass 2) die knolligen Missbildungen von 16 dieser Pflanzen keine Laubsprosse hatten, dagegen die der 22 andern mit Laubsprossen versehen waren und zwar in der Zahl von 1—39 an den Wurzeln einer Pflanze; 1—2 Laubsprosse befanden sich auf einem Knöllchen. Die Laubsprosse mancher dieser Pflanzen waren höchst entwickelt, besonders an der abgebildeten Wurzel (Gard. Chron. 1877 p. 149). Die Laubsprosse hatten 3—12 Blätter von 1½ bis fast 4 Zoll Länge; die Blätter waren blassgelb, da sie sich unter der Erde entwickelt hatten. Ich untersuchte wieder wie 1873 sorgfältig die knolligen Missbildungen mikroskopisch in verschiedenen Altersstufen — es waren auch die ersten Anfänge darunter — und konnte wieder weder eine Spur eines Pilzes oder eines Insekts finden. Noch im Herbst 1875 wurden die Laubsprosse der in Garden. Chron. a. O.

abgebildeten Wruke abgenommen, in Töpfe gesetzt und im Kalthause überwintert, um sie als 2. Generation der mit monstroser Knollenbildung behafteten Wruke weiter zu ziehen. Es kam nur wieder einer dieser Sprosse durch den Winter von 1875/76, wurde 1876 ins freie Land gepflanzt und gab eine grosse kräftige Pflanze, die reichlich blühte und viele Samen trug. Ich will diese Samen mit A bezeichnen. Ausserdem wurden 4 der Wruken der 2. Generation, die mit Laubsprosse führenden Knöllchen behaftet waren, auch überwintert und 1876 ins freie Land gesetzt. Auch sie entwickelten sehr gut ihren Hauptspross und trugen zahlreiche Samen. Ich bezeichne die Samen dieser Abstammung mit B. Die Samen A, welche also die 3. Generation der Reitenbach'schen Wruke darstellen, wurden Frühjahr 1877 wieder in Töpfe gesät, einige Sämlinge ins freie Land gesetzt und Herbst 1877 18 grosse Wruken geerntet, die ausnahmslos wieder monstrose Knöllchen an den Wurzeln hatten. 7 dieser Wruken hatten keine Laubsprosse auf den Knöllchen, 11 dagegen waren mit Laubsprossen auf ihnen versehen. Diese 3. Generation der Reitenbach'schen Wruke wurde auf zweierlei Weise behandelt. Frühjahr 1878 wurden 12 monstrose Wurzelknöllchen mit Laubsprossen ins freie Land gesetzt. Trotz aller Pflege gingen alle jedoch durch kaltes, nasses Wetter und Schnecken zu Grunde. Dann wurden 6 ganze Wruken dieser 3. Generation A 1878 ins freie Land gesetzt; sie wuchsen zu grossen Pflanzen heran und gaben reichlich Samen, welche also die 4. Generation bilden. Die Wurzeln von 2 dieser 6 Wruken schickte ich den 25. September 1878 an Herrn Prof. Woronin, damit er sich durch eigene Untersuchung überzeuge, dass Plasmodiophora Brassicae nicht darin sei.

Die Samen B, die 3. Generation in der angegebenen Abstammung darstellend, wurden auch 1877 im Frühjahr ausgesät. Herbst 1877 wurden 16 grosse Wruken geerntet, die wieder sämmtlich mit monstrosen Wurzelknollen versehen waren. 7 dieser Wruken hatten keine Laubsprosse, 9 hatten Laubsprosse auf den Wurzelknöllchen. Diese 3. Generation B wurde auch in zweierlei Weise behandelt. Es wurden 1878 12 monstrose Knöllchen mit Laubsprossen gesetzt, von denen jedoch blos 2 zu Pflanzen erwuchsen, die eine 2 Fuss hoch, welche blühte und Frucht trug, — ihre Samen stellen also die 4. Generation dar —, die andere kümmerlich $1^1/_4$ Fuss hoch, die

es zwar spät im Herbst zu Blüthenknospen, aber nicht zur Frucht brachte. Dann wurden ausserdem 6 ganze überwinterte Wruken des Samens B 1878 ins freie Land gesetzt. Jedoch nur 2 — sie waren wohl durch zu trockene Ueberwinterung zu sehr entkräftet — erwuchsen zu $3^1/_2$ Fuss hohen, kräftigen Pflanzen, die viele Samen brachten, aus denen also ebenfalls die 4. Generation gezogen werden kann. Ich werde diese Samen 1879 aussäen.

1877 schickte ich einige Samen B an Professor Maxwell Masters in London. Er säte sie und schreibt mir unter dem 24. Oktober 1878: „All produced plants like that you described first", d. h. alle hatten die monstrosen Knollen und auch Laubsprosse auf ihnen.

Ich fragte Herrn Reitenbach, wo die an mich 1873 gesandte Pflanze erster Generation sich gefunden habe und ob ihm Wruken von derartiger Beschaffenheit auch sonst vorgekommen seien. Er antwortete: „Der ursprüngliche Standort der Wruke war auf dem Felde zwischen Runkeln, die zum Theil ausgegangen waren. Es standen solche Stellvertreter auf etwa 30 Morgen vertheilt. Nur die einzige ihrer Art wurde bemerkt und an Sie gesandt. Eine ähnliche Verbildung habe ich weder im Garten noch im Felde jemals beobachtet."

Aus diesen Mittheilungen ergiebt sich, dass die knolligen Missbildungen mit den Laubsprossen auf den Wurzeln der Reitenbach'schen Wruke sich auf geschlechtlichem Wege schon durch 3 Generationen, so weit bekannt, fortgepflanzt haben.

Um diese erbliche Knollenbildung der Reitenbach'schen Wruke mit den durch Plasmodiophora Brassicae verursachten Knollen zu identificiren, nimmt Woronin an, dass es mir nicht gelungen sei, die eigentliche Ursache ihrer Entstehung (d. h. die Plasmodiophora) zu entdecken. Die eingehende anatomische Untersuchung der Knöllchen, die ich mittheilte, hätte ihm freilich schon beweisen können, dass Plasmodiophora nicht vorhanden war. Damit er sich jedoch selbst von ihrer Abwesenheit überzeugte, schickte ich ihm, wie oben erwähnt, zwei Wurzeln der 3. Generation Samen B, die reichlich die knolligen Missbildungen in mehr oder weniger guter Erhaltung an sich trugen, nachdem im zweiten Jahr ihres Daseins der Stengel nach der Fruchtreife im Absterben begriffen war. Ihre

Hauptwurzel war im Innern faul, im äussern Theil noch ziemlich erhalten. Herr Professor Woronin schreibt mir nun unter dem 11. Oktober 1878: „Ich muss Ihnen offen und aufrichtig gestehen, dass ich in diesen beiden Wurzeln auch nicht die geringste Spur der Plasmodiophora auffinden konnte und demnach bin ich fast geneigt, schon jetzt meinen Irrthum anzuerkennen. Die von Ihnen beschriebene und abgebildete Knollenbildung auf den Wurzeln der Brassicae Napus wäre also eine ganz andere Erscheinung und hätte mit der durch meine Plasmodiophora hervorgerufenen Kohlpflanzenhernie nichts zu thun. Dieses ist für mich eine höchst interessante und ganz unerwartete Erscheinung. Um mich aber von derselben definitiv zu überzeugen, müsste ich noch mehr Untersuchungsmaterial haben. Die von Ihnen mir zugesandten Wurzeln der Brassica Napus waren schon alt und sehr faul. Sie würden mir einen sehr grossen Gefallen thun, wenn Sie mir eine gute Portion jüngerer und frischerer Exemplare von dergleichen Wurzeln mit Knollenbildung gelegentlich zuschicken könnten." Ich will dies thun, sobald es nächstes Jahr möglich ist, kann aber aus eigener Untersuchung frischerer und verschiedenen Altersstufen angehöriger Knöllchen nur wiederholen, dass Plasmodiophora auch in ihnen nicht vorhanden ist.

Meine Angabe, dass die abnorme Knollenbildung der Reitenbach'schen Wruke erblich sei, — und wie dargelegt, ist sie durch drei Generationen der aus Samen erzogenen Pflanzen bereits erfolgt — erklärt Woronin folgendermassen: „Die von R. Caspary angegebenen Resultate können einfach folgender Weise erklärt werden: die jugendlichen Pflänzchen, die R. Caspary aus den Samen der erkrankten Wruke erzogen hatte, pflanzte er in Beeterde, in welcher ohne allen Zweifel Plasmodiophora-Sporen sich befanden." (Pringsheim's Jahrb. a. O. 556.) Diese Auffassung Woronin's wird durch folgende Beobachtungen widerlegt. Im kön. bot. Garten zu Königsberg, in dem ich die Reitenbach'sche Wruke stets gezogen habe, sind, so lange ich Direktor bin, alljährlich 300 Pflanzen und mehr von verschiedenen Arten und Spielarten von Brassica ausser vielen andern Cruciferen gezogen, als: Brassica Rapa, Br. Napus, Br. oleracea, in den Spielarten Braunkohl, weisser Kopfkohl, Blumenkohl, savoyer Kohl, Kohlrabi über der Erde und besonders über 10 Jahre lang ein Blattkohl, der auf den sehr krausen Blättern die krausesten,

unregelmässigsten Ausstülpungen auf der oberen Blattfläche trug, dessen Samen ich von Krelage in Harlem erhielt. Leider ist letzte Pflanze vor 2 Jahren eingegangen. Bisweilen sind ganze Sammlungen von einzelnen Formen von Brassica oleracea in grosser Menge gebaut, z. B. in einem Jahre 12 Formen von Kohlrabi. Im gegenwärtigen Augenblicke sind über 300 Stück Kohlpflanzen im Garten. Das Aussehen des überirdischen Theils ist bei allen, die nicht durch Gebüsch beschattet waren, sehr kräftig, so dass Plasmodiophora nicht vermuthet werden kann. Einige Pflanzen waren etwas beschattet und diese sind spärlich entwickelt. Es wurden 281 dieser Pflanzen (94 Kohlrabi, 90 Braunkohl, 37 Wruken, 34 Weisskohl, 17 savoyer Kohl, 9 Brassica Rapa), d. h. alle vorhandenen ausser einem Beet spät gesäter Brassica Rapa, die erst einige Zoll hoch sind, aus der Erde herausgenommen. Die Wurzeln aller zeigten sich vollständig normal. So ist es in den 19 Jahren, seit ich Direktor bin, stets gewesen. Es sind seit 1859 im Durchschnitt mindestens jährlich 300 Kohlpflanzen verschiedener Arten und Spielarten, also 5700 im Ganzen gebaut und nie ist eine krankhafte Knollenbildung bemerkt. Der Herr Gartenmeister, die Gehilfen und Arbeiter des hiesigen kön. botan. Gartens sind angewiesen, alle abweichenden und auffallenden Erscheinungen, welche die angebauten Gewächse zeigen, mir zu melden und ich kann aussagen, dass die Weisung befolgt wird. Nie sind jedoch knollige Missbildungen an den Wurzeln von Kohlpflanzen bisher im botan. Garten bemerkt. Sie wären ja besonders aufgefallen, seitdem von 1873 ab die Reitenbach'sche Wruke als etwas durch Knollenbildung sehr Eigenthümliches gebaut wird. Sind aber so zahlreiche Kohlpflanzen seit 19 Jahren nie von Plasmodiophora befallen worden und ist somit Plasmodiophora überhaupt bisher im kön. botan. Garten gar nicht vorhanden gewesen, wie ist es denkbar, dass allein und ohne alle Ausnahme die Abkömmlinge der Reitenbach'schen Wruke, durch zwei Generationen aus Samen gezogen, von Plasmodiophora heimgesucht wären? Es hätte geradezu zu dem Zweck ein Wunder geschehen müssen. Ausserdem sind die Reitenbach'schen Wruken stets an solchen Stellen gezogen, wo nie zuvor Kohlpflanzen gebaut waren und wo sie isolirt von nahen Verwandten standen, um Kreuzung zu vermeiden, so dass, wäre Plasmodiophora in den Boden von früher daselbst gebauten

Kohlpflanzen übertragen worden, der Pilz doch nicht mit der Reitenbach'schen Wruke durch die Oertlichkeit hätte in Berührung kommen können. Nur 1878 sind die 6 ein Jahr alten, schon mit abnormen Knollen versehenen Wruken der Samen B auf dieselbe Stelle gesetzt, wo 1877 Reitenbach'sche Wruken gestanden hatten, was für die an den 6 Exemplaren schon vorhandenen monstrosen Knollen natürlich ohne alle Bedeutung sein musste.

Es unterscheidet sich aber auch die Reitenbach'sche Wruke in Bezug auf ihre Dauer und Widerstandsfähigkeit gegen Fäulniss sowohl in der Hauptwurzel, als in den monstrosen Knollen in nichts von ganz normalen Wruken, wogegen die von Plasmodiophora befallenen Kohlpflanzen schon am Ende des ersten Jahres in der Hauptwurzel und im grössten Theil der den Pilz beherbergenden Knollen durch Fäulniss zerstört werden. Die Reitenbach'sche Wruke zeigt am Ende des ersten Jahres dagegen nichts von Fäulniss, weder in Knollen noch Wurzeln; die Fäulniss beider und zwar zuerst des Inneren der Hauptwurzel tritt erst mit dem allgemeinen Absterben der ganzen Pflanze nach der Fruchtreife, wie bei normalen Wruken, am Ende des zweiten Sommers ein. Was ich von Kohlpflanzen sah, die von Plasmodiophora befallen waren, war schon in der Hauptwurzel und in zahlreichen Seitenwurzeln am Ende des ersten Sommers durch Fäulniss so zerstört, dass ich es für unmöglich halte, dass dergleichen der Wurzeln fast ganz beraubte, obenein im überirdischen Theil kümmerlich, meist höchst kümmerlich, entwickelte Pflanzen durch den Winter kommen und gar im zweiten Jahr zur Blüthe und Fruchtreife gelangen können. Feststellung dieses Punktes durch direkte Versuche wäre wünschenswerth.

Da die Eigenschaft, abnorme Knollen an den Wurzeln zu bilden, sich bei der in Rede stehenden Wruke bisher in zwei auf einander folgenden, aus Samen erzogenen Generationen ohne Ausnahme gezeigt hat und die Mehrzahl dieser Pflanzen die fernere erbliche Eigenschaft darlegen: Laubsprosse auf den abnormen Knöllchen zu haben, reiht sich der vorliegende Fall jener zahlreichen Klasse von Erscheinungen an[1]), dass irgend ein von den gewöhnlichen Eigen-

1) Vgl. Darwin, The variation of animals and plants under domestication 1868, II. 18.

schaften der Art abweichender, neu auftretender Charakter so tief der Constitution der Pflanze anhaftet, dass er sich geschlechtlich mehr oder weniger sicher fortpflanzt. Als besonders hierher gehörige, zum Vergleich dienende Beispiele führe ich folgende erbliche Monstrositäten an: den schon oben erwähnten krausen Blattkohl mit Ausstülpungen auf der obern Blattfläche, der viele Jahre hinter einander samentreu gezogen wurde; dann eine Salix cinerea mas, die einzelne weibliche Blüthen trug, 1861 auf dem Glacis von Königsberg von mir gefunden und in den botanischen Garten versetzt, von der ich die 2. und 3. Generation zog, die meist der ersten treu blieben; ferner das bekannte Göppert'sche Papaver somniferum, welches zahlreiche kleine Fruchtknoten um den mittelständigen grossen zum Theil statt der Stamina, wenn auch nicht ausnahmslos, samentreu bildete.

Uebrigens steht die Reitenbach'sche Wruke mit ihrer eigenthümlichen Knollenbildung nicht mehr einzig da. Ich erhielt den 19. November d. J. von dem Felde des Gärtners Schwärmer an der Windmühle auf den Vorderhufen bei Königsberg durch den Gärtner Jaquet eine ziemliche Anzahl von abgeschnittenen Wurzeln einer Wruke, welche sämmtlich mit denselben Knollen, wie die Reitenbach'sche Wruke und auch mit Laubsprossen bedeckt waren. Die mikroskopische Untersuchung zeigte die Knollen, wie ich sie früher beschrieb und keine Spur von Plasmodiophora. Der Gärtner Schwärmer hatte dies Jahr mehrere Spielarten von Wruken auf Land gezogen, das bisher nur dem Getreidebau gedient hatte. Die Samen hatte er von H. C. Mene in Aschersleben erhalten. Eine dieser Spielarten hatte durchweg an den Wurzeln die bezeichneten abnormen Knollen, die andern Spielarten waren davon völlig frei.

Königsberg, den 23. November 1878.

Vergleichende Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen.

(Mit Tafel I.)

Von

F. Hildebrand.

Schon ver mehreren Jahren waren meine Untersuchungen auf die Saftdrüsen der Cruciferen und den Zusammenhang dieser mit den Stellungen der einzelnen Blüthentheile dieser sonst in morphologischer Beziehung so gleichförmigen Familie gerichtet. Nachdem aber Hermann Müller in seinem Buche über die Befruchtung der Blumen durch Insekten Beobachtungen über eine Reihe von Cruciferen (l. c. pag. 133) veröffentlicht, erschien es überflüssig, die meinigen zu besprechen, um die schon genug anwachsende Literatur über Bestäubungseinrichtungen nicht unnöthig zu vermehren. Wenn ich jetzt dennoch zur Besprechung dieser Familie, besonders in Bezug auf ihre Saftdrüsen schreite, so findet dies vielleicht in der nunmehr in ausgedehnterem Masse stattgefundenen Beobachtung der verschiedensten Glieder der Cruciferenfamilie seine Berechtigung, bei welcher sich manche Einzelheiten herausgestellt haben, die das Interesse einiger in Anspruch nehmen dürften; namentlich wird es aber von einigem Werth sein, noch eingehender als H. Müller und Axell, welcher die Cruciferen nur vorübergehend bespricht, zu zeigen, wie in dieser sonst so gleichförmigen Familie die einzelnen Organe der Blüthen, besonders die Stellung der Saftdrüsen und der Antheren so grosse Verschiedenheiten zeigen, welche alle im Zusammenhange damit stehen, dass in dieser Familie die verschiedensten Uebergänge von unvermeidlicher und alleiniger Sichselbstbestäubung zu stark begünstigter Fremdbestäubung sich finden.

Ermüdend dürfte es vielleicht erscheinen, die an allen einzelnen Arten angestellten Beobachtungen aufzuführen; es wird dies aber doch zur Begründung der nach dieser Aufzählung zu gebenden Uebersicht über die Entwickelungsreihe der Saftdrüsen, die Uebergänge von Sichselbstbestäubung zur Fremdbestäubung, die Stellung der Saftdrüsen und anderer Blüthentheile und namentlich zur Vergleichung der Verschiedenheiten, welche bei den Arten einer und derselben Gattung vorkommen, nöthig sein.

Treffen wir die Anordnung des Stoffes nach dem Grade, in welchem die Saftdrüsen in den Cruciferenblüthen entwickelt sind, und steigen dabei vom einfachen zum complicirteren auf.

Ein vollständiges Fehlen der Saftdrüsen hat sich unter den beobachteten Arten bis jetzt allein an den Exemplaren von Arabis Thaliana Fig. 1 und 1a. gefunden, denn Cochlearia officinalis, bei welcher Sprengel (Entdecktes Geheimniss p. 333) keine Saftdrüsen gesehen hat, besitzt deren vier, wenn auch sehr schwach ausgebildet. Bei Arabis Thaliana finden sich nur die vier langen Staubgefässe entwickelt und ihre Antheren liegen mit der aufspringenden Seite direkt der Narbe an, so dass hier die Sichselbstbestäubung stattfindet und unvermeidlich ist, womit das Nichtvorhandensein der Saftdrüsen im Zusammenhange steht, indem bei dieser Lage der Dinge keine die Insekten anlockenden Mittel nöthig sind.

Eine schwache Andeutung von zwei Saftdrüsen findet sich in den sehr kleinen Blüthen von Neslia paniculata, Fig. 2, in Form eines kleinen Polsters, dem die kurzen Filamente aufsitzen; alle Antheren haben ihre Risse beim Aufspringen der Narbe zugekehrt, so dass die Sichselbstbestäubung hier sehr leicht und die Honigsaftausscheidung, ebenso wie eine anlockende grosse Blumenkrone unnöthig erscheint.

Die zahlreichen Fälle, wo zwei ausgebildete Saftdrüsen vorkommen, sind untereinander sehr verschieden und haben nur das Uebereinstimmende, dass dieselben sich fast ausnahmslos am Grunde der beiden kürzeren Staubgefässe finden. Im Allgemeinen können wir drei Fälle unterscheiden: bei dem einen liegen die Saftdrüsen an der Aussenseite zwischen Filament und Kelch, im andern rings um die Filamentbasis, im dritten zwischen dem Fruchtknoten und der Basis des Filaments, also an der Innenseite dieses.

Bei Dentaria digitata, Fig. 3, liegt je an der Basis der kurzen Filamente nach aussen hin eine etwa halbmondförmig ausgebildete Saftdrüse, an der Basis der langen Filamente ist keine Spur einer solchen zu finden. Die Ausscheidung der genannten Saftdrüsen scheint keine sehr starke zu sein, womit es im Zusammenhange steht, dass die ihnen benachbarten Kelchblätter kaum ausgesackt sind. Während die Blumenblätter mit ihren Spreiten übereinander schliessen, lassen sie zwischen ihren schmalen Nägeln an den zur Saftdrüse führenden Stellen durch Rückbiegung einen grossen Durchgang; zu der entsprechenden Stelle am Grunde der langen Filamente, wo keine Saftdrüse steht, findet sich hingegen nur ein sehr schmaler Durchgang. Die Antheren liegen mit ihren Rissen alle dem Centrum der Blüthe, also der Narbe zu, und es wird so ohne Zuthun der Insekten Bestäubung stattfinden können; wenn diese hingegen die Blüthe besuchen, so werden sie neben der Selbstbestäubung auch Fremdbestäubung vollziehen. Es ist noch besonders hervorzuheben, dass in diesem Falle, wo der Honigsaft zwischen der Filamentbasis und dem Kelch ausgeschieden wird, dieser von aussen so eng anliegt, dass die Insekten nur dann zur Saftdrüse gelangen können, wenn sie vom Centrum der Blüthe aus an den Antherenrissen vorbei zwischen den Nägeln der Blüthenblätter hinduich dringen, der wenige Honigsaft also nicht nutzlos für die Fremdbestäubung entfernt werden kann.

Cheiranthus Cheiri, Fig. 5, hat am Grunde der kurzen Filamente einen Wulst, von welchem zwei Spitzen nach ausserhalb rechts und links hervortreten, die den Honigsaft in die Aussackung des Kelchblattes ausscheiden. Die Antheren, deren Risse alle nach dem Centrum der Blüthe gerichtet sind, liegen hier so, dass sie die Blüthenöffnung ganz verschliessen, indem die oberen mit ihrem unteren Theil, die unteren mit ihrem oberen die Narbe berühren; Sichselbstbestäubung ist hier also unvermeidlich und es scheinen auch die Insekten durch das Abgeschlossensein des Blütheninnern ganz vom Besuche desselben abgehalten zu werden. Dies bezieht sich aber nur auf die kleineren, wahrscheinlich für die Bestäubung nachtheiligen oder nutzlosen, denn die Rüssel der Schmetterlinge können gut zwischen den Antheren hindurch zum Honigsaft vordringen und hierbei neben der Selbstbestäubung Fremdbestäubung

vollziehen. Bei Cheiranthus incanus sind die Verhältnisse sehr ähnlich, wie auch Sprengel (l. c. p. 332) angegeben.

Bei Aubrietia Pinardi, Fig. 4, steht am Grunde jedes kurzen Filaments eine zweizipfelige Saftdrüse, und ihre beiden Zipfel, die sehr stark ausscheiden, hängen in die Aussackung des Kelchblattes hinein. Bei dieser starken Ausscheidung der Saftdrüsen schien hier ein besonderer Schutz gegen nutzlose Eindringlinge nöthig, der denn auch in eigenthümlicher Weise ausgebildet ist: die kurzen Filamente haben nämlich an der Innenseite eine oben vor der Anthere frei endigende Leiste, ebenso die langen Staubgefässe an ihren äusseren Seiten; in dieser Weise ragen drei Leisten in den Raum hinein, welcher zwischen der unteren Anthere und den beiden oberen zum Honigsaft führend liegt, und verschliessen denselben derartig, dass nur ein dünner Insektenrüssel zum Honigsaft vordringen kann. Die Antherenrisse liegen alle der Narbe zugekehrt, die der oberen nahe an ihr, die anderen entfernter, so dass durch die ersteren wohl Selbstbestäubung stattfinden kann; Schmetterlinge werden aber bei ihren Besuchen unfehlbar Pollen von einer Blüthe zur andern befördern.

Lunaria biennis, Fig. 7, bildet eine Zwischenstufe zwischen denjenigen Fällen, wo an den kurzen Filamenten die Saftdrüsen nach aussen und denen, wo sie nach innen stehen. Die beiden kürzeren Filamente stehen mit ihrer keulig verdickten Basis horizontal von der Blüthenachse ab, wodurch ein hinlänglicher Raum für die grösseren hauptsächlich ausscheidenden Zipfel der Saftdrüse hergestellt wird; zwei andere kleinere Zipfel stehen etwas tiefer rechts und links. Von diesen drei Zipfeln wird der Saft in das stark ausgesackte Kelchblatt ausgeschieden, und zu diesem Saftbehältniss führt nun ein ganz besonders construirter Weg: die beiden dem inneren Drüsenzipfel benachbarten langen Filamente sind nach unten hin flügelig verbreitert und diese Flügel schliessen einestheils aneinander, anderntheils an die Nägel der Blüthenblätter, die ihrerseits an das kurze Filament sich anlegen. In dieser Weise wird sowohl ein Abschluss gegen nutzlose Besucher, als ein Leitkanal für die Rüssel zur Bestäubung nützlicher hervorgebracht. Die vier oberen Antheren springen mit Rissen nach dem Centrum der Blüthen auf, schon wenn sie noch oberhalb der später zu ihnen emporwachsenden Narbe stehen, so dass in dieser ersten Zeit der Pollen nicht direkt

auf die Narbe deponirt wird, und in dieser Zeit leicht der durch Insekten herbeigebrachte Pollen anderer Blüthen die Befruchtung bewirken kann; später tritt Sichselbstbestäubung ein, die aber nach vorhergegangener Fremdbestäubung nutzlos sein wird. Lunaria rediviva, Fig. 6, ist ähnlich wie Lunaria biennis construirt, nur mit dem Unterschiede, dass die zwei äusseren Zipfel der Saftdrüsen mit einander durch einen schmalen Wulst verbunden sind, während bei Lunaria biennis alle drei Zipfel vollständig von einander isolirt erscheinen.

Eine weitere Stufe zu den ganz frei an der Innenseite der kurzen Filamente liegenden Saftdrüsen bildet die schon von Hermann Müller (l. c. p. 137) untersuchte und beschriebene Hesperis matronalis, bei welcher der saftausscheidende Wulst, der die Basis der kürzeren Filamente umgiebt, besonders auf der Innenseite stark entwickelt ist.

Bei Brassica balearica, Fig. 8, liegt nun jede der 2 Saftdrüsen frei zwischen den kurzen Filamenten und dem Fruchtknoten, und wir finden nun in diesem Falle auch keine Aussackung des benachbarten Kelchblattes mehr; in welche der Honigsaft in den vorigen Fällen, bei dem Aussenliegen der Saftdrüse, abgeschieden wurde. Hier ist die Blüthe überhaupt sehr weit geöffnet, die Kelchblätter stehen horizontal ab, und die Filamente entfernen sich weit vom Fruchtknoten, so dass zwischen Antheren und Narbe zum Saft ein weiter Weg offen steht, der auch solchen Insekten, die keinen langen Rüssel haben, leichten Eingang zum Honigsaft gestattet, welche sowohl Selbst- wie Fremdbestäubung vollziehen werden.

Einen Uebergang zu einem Paar von getrennten Saftdrüsen am Grunde jedes kurzen Filaments (so dass also im Ganzen vier untereinander gleiche Saftdrüsen vorhanden sind) bildet Iberis pinnata, Fig. 9. Hier steht nämlich, wie bei Brassica balearica, am Grunde jedes kurzen Filaments dem Fruchtknoten zu eine Saftdrüse, die aber nicht einfach, sondern zweilappig ist, scheinbar entstanden aus zwei früher getrennten, wie wir sie später bei Iberis sempervirens kennen lernen werden. Zu jeder dieser Saftdrüsen führt nur ein enger, wenn auch kurzer Kanal, der oben rings von Antherenrissen eingefasst ist, indem die oberen Antheren eine kleine Wendung nach diesem Zugang hin beim Oeffnen machen. Durch diese letztere Be-

wegung der Antheren, die in vielen anderen Fällen wiederkehrt, ist hier die Selbstbestäubung erschwert und wird nur stattfinden, wenn Insekten thätig sind, die aber dann zugleich auch Fremdbestäubung vollziehen werden. Als in ihrer Bedeutung noch unerklärte Eigenthümlichkeit von Iberis pinnata mag hier noch erwähnt werden, dass an dem nach dem Centrum des Blüthenstandes zugekehrten Kelchblatt sich unterhalb dessen Gipfel ein hornartiger Anhang befindet; am äusseren Kelchblatt ist an der entsprechenden Stelle nur ein kleiner Höcker.

Iberis amara stimmt in Lage und Form der beiden zweilappigen Saftdrüsen mit Iberis pinnata überein; die oberen Antheren fanden sich aber über oder an der Narbe liegend, so dass hier Sichselbstbestäubung begünstigt erscheint. In der Lage der Blüthenblätter fand sich ein Verhältniss, welches mit der Lage der Saftdrüsen zusammenhängt; an derjenigen Stelle nämlich, wo keine Saftdrüsen liegen, greifen die Ränder der benachbarten Blüthenblätter übereinander und verschliessen hier den Eingang in die Blüthe, welcher hingegen an den anderen beiden Stellen, wo die Saftdrüsen liegen, dadurch offen steht, dass hier die Ränder der Blumenblätter von einander entfernt stehen.

Wenden wir uns nunmehr zu den zahlreichen Fällen, wo sich vier getrennte Saftdrüsen in den Cruciferenblüthen finden, so fällt es einigermassen schwer, bei der Aufzählung dieser sehr verschiedenen Fälle eine Reihenfolge zu wählen, welche vor allen anderen auffallend den Vorzug verdiente; denn es treten uns hier Erscheinungen entgegen, die ebenso gut für abortirte, wie für anfangende Saftdrüsenbildungen angesehen werden können und je nachdem vor oder hinter den Fällen, wo die gleichwerthigen Saftdrüsen entwickelt sind, einen Platz beanspruchen können. Beginnen wir mit den Fällen, wo anstatt der einen Saftdrüse am Grunde der kurzen Filamente innerseits, die wir so eben besprochen, sich deren zwei vollständig getrennt finden, die in sehr verschiedenem Grade entwickelt sein können.

Bei Draba verna, Fig. 10, finden sich vier ganz kleine Saftdrüsen in Form von kleinen grünen Buckeln an der Basis des Fruchtknotens, rechts und links am Grunde der kurzen Filamente. Die oberen 4 Antheren liegen mit ihren Rissen der Narbe an und be-

wirken Sichselbstbestäubnng; die 2 tieferen stehen hingegen von der Narbe ab und liegen auf dem Wege zu den Saftdrüsen. Es findet also unvermeidlich Sichselbstbestäubung statt, daneben ist aber die Einrichtung für Fremdbestäubung durch Insekten vorhanden. Herm. Müller (l. c. p. 135) hat nach Sprengel das Bestäubungsverhältniss dieser Pflanze schon hinlänglich erörtert.

Aehnlich verhält sich Carpoceras sibiricum: die sehr kleinen unscheinbaren Blüthen stehen zur Zeit ihrer Oeffnung dicht zusammengedrängt und enthalten an denselben Stellen wie Draba verna 4 kleine Saftdrüsen je rechts und links innerseits am Grunde der kurzen Filamente. Die Antherenrisse sind alle dem Centrum der Blüthe zugekehrt, wodurch die Sichselbstbestäubung leicht möglich wird, wenn sie auch nicht so unvermeidlich ist, wie bei Draba verna.

Auch von Lepidium sativum, Fig. 11, hat schon Hermann Müller (l. c. p. 139) die Lage der 4 (Caspary bildet in dem Heft Cruciferen [Genera plantarum Florae germanicae begonnen von Nees von Esenbeck, Fasc. XXVII.] von Lepidium 6 Saftdrüsen ab, ausser den von H. Müller und mir beobachteten 4, noch je eine am Grunde der langen Filamentpaare) Saftdrüsen, die der von Draba verna gleich ist, besprochen, ebenso wie die Bestäubungsverhältnisse: es werden hier die Insekten durch starken Geruch von allen Cruciferen am meisten angelockt und vollziehen Fremdbestäubung, während bei ihrem Ausbleiben die Pflanze auf Sichselbstbestäubung angewiesen ist.

Bei Cochlearia officinalis hat Sprengel (l. c. p. 330) keine Saftdrüsen gefunden und H. Müller (l. c. p. 135) giebt nur eine Notiz über den beobachteten Besuch durch vier Insektenarten. Hier ist aber das Verhältniss der Saftdrüsen ganz wie bei Lepidium sativum: in den offenen Blüthen stehen die Antheren weit von der Narbe ab und lassen den Weg zu den 4 Saftdrüsen offen; beim Schliessen der Blüthe findet Sichselbstbestäubung statt.

Gleichfalls bei Capsella bursa pastoris finden sich 4 Saftdrüsen zu 2 Paaren am Grunde der kurzen Filamente und zu diesen Paaren führt dadurch der weiteste Weg hinein, dass an diesen Stellen die Spreiten der Blüthenblätter sich nicht berühren. Bei der nahen

Lage der mit Rissen nach innen sich öffnenden oberen Antheren kann die Blüthe leicht sich selbst bestäuben.

In allen genannten Fällen, wo je 2 Saftdrüsen sich am Grunde der kurzen Filamente finden, sind die Blüthen sowohl wie die Saftdrüsen verhältnissmässig klein, womit es im Zusammenhange steht, dass diese Pflanzen meistens von Insekten wenig besucht werden und die Sichselbstbestäubung hier eine leichte, sogar meist unvermeidliche ist. Anders verhält es sich mit folgenden Arten, bei denen die Saftdrüsen die gleiche Anzahl und Stellung haben, wie bei den vorigen, aber stärker ausgebildet sind unter stärkerer Ausbildung der Blumenkrone.

Die 4 Saftdrüsen von Berteroa incana, Fig. 12, liegen rechts und links am Grunde der beiden kurzen Staubgefässe. Die Filamente dieser haben auf ihrer Innenseite einen hornartigen Fortsatz, der sich mit seiner Aussenkante dicht dem Fruchtknoten anschmiegt, welcher seinerseits mit seinen scharfen Kanten an die langen Filamente sich anschliesst; hierdurch wird zu jeder Saftdrüse ein besonderer abgeschlossener Zugang gebildet. Die oberen Antheren drehen sich derartig beim Aufgehen ihrer Risse um, dass die beiden zu einem Staubgefässpaar gehörigen sich halb den Rücken kehren, wodurch die Risse sowohl von der Narbe abgewandt, als dem Eingang zur Saftdrüse zugekehrt liegen — eine Einrichtung, durch welche offenbar Sichselbstbestäubung vermieden, Fremdbestäubung durch Insekten begünstigt erscheint.

Bei Alyssum argenteum, Fig. 13, öffnen sich die Blüthen sehr weit, und es erscheint daher ein Schutz für die an gleichen Stellen, wie bei Berteroa incana liegenden 4 Saftdrüsen gegen nachtheilige Insekten und Regen sehr am Orte. Dieser Schutz wird dadurch hervorgebracht, dass am Grunde der kurzen Filamente in der Mitte der Innenseite eine dicke Leiste vorspringt, an die sich von beiden Seiten die Ränder von ähnlichen Leisten legen, welche von den rechts und links benachbarten Seiten der langen Filamente entspringen. Durch diese Leisten liegt jede Saftdrüse von oben her verborgen, und der Weg zu ihnen führt durch die grossen Oeffnungen, welche zwischen den schmalen Nägeln der Blumenblätter liegen. Die Risse der oberen Antheren sind zwar dem Centrum der Blüthe, also der Narbe, zugekehrt, befinden sich aber von dieser durch Rück-

wärtsbiegung der Filamente möglichst weit entfernt, so dass die Fremdbestäubung vor der Sichselbstbestäubung auch hier begünstigt erscheint.

Ein ähnliches Verhältniss in Bezug auf Lage der 4 Saftdrüsen und auf die Beschützung derselben durch Filamentanhänge findet nach H. Müller (l. c. p. 136) bei Teesdalia nudicaulis statt: die oberen Antheren wenden sich zwar voneinander sowie von der Narbe mit ihren Rissen ab, als eine Anbahnung der Fremdbestäubung, H. Müller sagt aber, dass beim Ausbleiben des Insektenbesuches regelmässig Sichselbstbestäubung stattfinde.

Erschienen schon in den letzteren Fällen die zwei den kurzen Filamenten zugehörigen Saftdrüsenpaare von der Innenseite dieser mehr nach ihrem Rande hin auseinander gerückt, so findet dies noch in stärkerem Maasse bei folgenden Cruciferen statt:

Bei Iberis sempervirens, Fig. 14, haben die 4 Saftdrüsen eine höckerige Gestalt und liegen in den Zwischenräumen zwischen den kurzen Filamenten und dem Paar der langen. Während die oberen Antheren durch ihre Lage zur Narbe der Sichselbstbestäubung dienen, so dienen die kürzeren der Fremdbestäubung, indem ihre Filamente sich vom Fruchtknoten zurückbiegen; hierdurch wird auch der Eingang zu den Saftdrüsen geöffnet, der auch dadurch hergestellt wird, dass hier die Ränder der Blüthenblätter nicht aneinander liegen, während sie dies am Rücken der langen Filamente, an deren Grunde keine Saftdrüsen sind, thun.

Wenn auch in der Lage der 4 Saftdrüsen, die eine zapfenartige Gestalt haben, den vorigen Arten sehr ähnlich, so ist bei Vesicaria utriculata doch die sonstige Blüthenstruktur eine ganz andere, nämlich langrüsseligen Insekten angepasst. Die Kelchblätter bilden hier dadurch, dass ihre Ränder eng aneinander haften, eine vollständig geschlossene Röhre, in die nur von oben her ein langer Rüssel bis zum Grunde vordringen kann; für einen solchen stehen hier 4 Eingänge offen, nämlich 2 kleinere, dadurch entstanden, dass die Filamente der langen Staubgefässpaare unten auseinander weichen und 2 etwas grössere durch Zurückweichen der kurzen Filamente vom Fruchtknoten gebildet. Jedenfalls ist hier sehr der Insektenbesuch erschwert und die Art findet sich mit ihren grossen Saftdrüsen und ihrer durch Anliegen der Antherenrisse an der Narbe

zugleich unvermeidlichen Sichselbstbestäubung in einem merkwürdigen Entwickelungszustande, der vielleicht zur Unterdrückung der stark ausgebildeten Saftdrüsen führen dürfte, indem diese den Blüthen sich als durchaus nachtheilig erwiesen; denn alle Anfangs Mai aufgehenden Blüthen fanden sich auseinandergezogen und ihre Theile waren ganz in Unordnung gebracht, nur eine war dadurch unverletzt geblieben, dass ein Insekt darauf gekommen war, in ein Kelchblatt dicht bei einer Saftdrüse ein Loch zu beissen.

Durch eine kleine Abänderung in der Blüthenbildung wird bei Biscutella auriculata, die sonst ähnliche Verhältnisse wie Vesicaria utriculata zeigt, die Ausscheidung von viel Honigsaft den Blüthen durchaus nicht schädlich. Die 4 langen Saftdrüsen, je zur Seite der kurzen Filamente unterhalb der Basis der langen Staubgefässpaare liegend, sind nach abwärts paarweise bogig gegeneinander geneigt, um der Höhlung eines langen Kelchblattspornes sich anzuschmiegen und in diese den Saft auszusondern. Diese dicken Nektarhalter verdecken beinahe den Blüthenstiel. Kelchblätter, Blumenblätter und Filamente liegen eng um den Fruchtknoten herum, jedoch sind die Kelchblätter nicht wie bei Vesicaria utriculata so fest mit einander verbunden, dass sie nicht durch das Eindringen eines Insektenrüssels in die Blüthe leicht auseinandergeschoben werden könnten; und wirklich erschien hier auch keine Blüthe durch Insekten in Unordnung gebracht. Die vier oberen Antheren liegen mit ihren Rissen dicht um die Narbe geschaart, so dass neben der durch Insekten vollzogenen Fremdbestäubung beim Ausbleiben derselben leicht Sichselbstbestäubung stattfinden kann.

Bei allen vorhergehenden Fällen gehörten die in der Anzahl von 2 oder 4 vorkommenden Saftdrüsen den kürzeren Filamenten an, standen innerhalb, ausserhalb oder seitlich von diesen; bei einer anderen Reihe finden sich hingegen auch Saftdrüsen auf der Aussenseite der langen Filamentpaare und auch hier kommen die grössten Verschiedenheiten der Combination vor.

Als erste Uebergangsstufe zu dieser Gruppe dürfte vielleicht am besten Draba aizoides, Fig. 15, anzuführen sein, die zugleich das einzige Beispiel von ausgesprochener Protogynie bei den Cruciferen zu sein scheint. Am Grunde jedes kurzen Filamentes befindet sich ein drüsiger Wulst, der an der Aussenseite stärker ausgebildet ist,

als an der inneren; von diesem dicken Wulst zieht sich ein nur schwach hervortretender aussen an den langen Filamentpaaren herum, der aber wohl kaum Honigsaft ausscheidet und eine für die Pflanze in diesem Zustande nutzlose Bildung zu sein scheint. Der Zugang zu den Honigsaft ausscheidenden Theilen des Wulstes ist ein sehr offener, indem alle Filamente weit von einander spreitzen, ihre Antheren öffnen sich zwar nach dem Centrum der Blüthe zu, der Pollen kann aber wegen der Entfernung von selbst nicht auf die Narbe gelangen, die in den geöffneten Blüthen ausserdem höher als die Antheren liegt. Schon aus der Knospe ragt die Narbe ein Stück hervor und wird jedenfalls beim Aufgehen der Blüthe durch Insekten mit dem Pollen anderer bestäubt, indem die eigenen sich erst einige Zeit später öffnen. Vielleicht ist dies das einzige so hervorragende Beispiel bei den Cruciferen, wo die Fremdbestäubung so begünstigt, die Selbstbestäubung so vermieden ist. In der Ebene, wo schon im März die Blüthen dieser Alpenpflanze sich öffnen, wurden dieselben sehr stark von Honigbienen besucht und entwickelten hiernach zahlreiche Früchte. Interessant ist der Gegensatz, in welchen **Draba verna** zu **Draba aizoides** tritt: dort Selbstbestäubung unvermeidlich und ganz schwache Entwickelung der Saftdrüsen, hier Selbstbestäubung verhindert und starke der Fremdbestäubung dienende Honigsaftaussonderung.

Eine abgegrenzte Andeutung von Saftdrüsen am Grunde der langen Filamente findet sich bei A r a b i s a l b i d a, Fig. 16, wenn auch nur in sehr schwachem Maasse. Die beiden allein ausscheidenden Saftdrüsen liegen hier ausserhalb der kurzen Filamente in Form eines grünen dreieckigen Zäpfchens, welches zwischen den Blumenblättern hindurch in die lange Aussackung hineinhängt, welche das hier liegende Kelchblatt besitzt. An der Basis der paarigen Staubgefässe befindet sich nur ein ganz kleines grünliches Rudiment einer Saftdrüse und das hier liegende Kelchblatt hat eine ganz flache, nicht ausgesackte Basis. Auch die Blüthenblätter stehen hier in Beziehung zu den Saftdrüsen, denn an der Stelle, wo diese liegen, findet sich eine Spalte zwischen den Nägeln der zwei dort befindliegen Blüthenblätter, so dass ein Insektenrüssel vom Innern der Blüthe her hier leicht hindurch dringen kann, während an der Stelle, wo nur das Rudiment einer Saftdrüse sich findet, die Blumenblatt-

nägel eng aneinander liegen. Die Risse der oberen Antheren sind hier von der Narbe halb abgeneigt, so dass die Sichselbstbestäubung verhindert ist; die Insekten, welche im Frühjahr an diesen Blüthen sehr zahlreich sind, werden hier ebensowohl Selbstbestäubung als auch ganz unvermeidlich Fremdbestäubung vollziehen.

Von Cardamine pratensis, Fig. 17, hat schon H. Müller (l. c. p. 134) eine erschöpfende Darstellung der Bestäubungsverhältnisse gegeben: die beiden kurzen Filamente sind an der Basis mit einem Wulst umgeben, der an der Aussenseite bedeutend stärker ist, als an der inneren und in das etwas ausgebauchte Kelchblatt den Honigsaft ausscheidet. An der Basis der langen Staubgefässpaare sitzt nach aussen hin je eine nur kleine, wenn auch immerhin sehr deutliche Drüse, die aber wohl kaum ausscheidet; das dort liegende Kelchblatt hat keine ausgesackte Basis. Der Zugang zu den grossen Saftdrüsen ist bedeutend grösser als zu den kleinen. Die oberen Antheren kehren ihre Risse beim Oeffnen von der Narbe ab; bei kaltem regnerischem Wetter thun sie dies aber nach H. Müller's Beobachtungen nicht und es findet dann Sichselbstbestäubung statt, während bei warmem sonnigem Wetter diese scheinenden Blüthen den reichsten Insektenbesuch haben, wobei Fremdbestäubung jedenfalls unausbleiblich ist.

Bei Cardamine amara, Fig. 18, verhalten sich die 4 Saftdrüsen ganz ähnlich wie bei Cardamine pratensis, nur sind die Wülste der grösseren nicht so stark ausgebildet. Die Verschiedenheit beruht hauptsächlich im Verhalten der Staubgefässe und des Fruchtknotens. Die 6 Filamente spreitzen nämlich von der Basis ab weit auseinander, nicht nur, wie bei Cruciferen gewöhnlich, die zwei kürzeren, sondern auch die vier längeren, und hiermit steht es offenbar im Zusammenhange, dass die Risse ihrer Antheren dem Blüthencentrum zugekehrt sind, denn der Eingang zum Honigsaft führt nicht ausserhalb der Staubgefässe, sondern durch Zurückneigung der Filamente zwischen diesen und dem Fruchtknoten hindurch. Der Fruchtknoten ist ganz kurz, kaum halb so lang wie die Filamente; die so herbeigeführte Bestäubungsschwierigkeit wird aber dadurch beseitigt, dass die Narbe bei der Kürze des Fruchtknotens dicht vor die grossen Eingänge zum Honigsaft zu liegen kommt. Es findet hier also ein Zusammenhang statt zwischen der Rückwärtsbiegung der Filamente,

dem Einwärtsaufspringen der oberen Antheren, der Kürze des Fruchtknotens und dem damit verbundenen Tieferliegen der Narbe. Würde der Fruchtknoten so lang sein wie bei Cardamine pratensis, so wäre dadurch die Bestäubung erschwert; die Insekten könnten dann zum Honigsaft gelangen, ohne die Narbe zu berühren.

Die Blütheneinrichtung bei Alliaria officinalis ist schon von Sprengel (l. c. p. 332) angedeutet und von H. Müller (l. c. p. 137) näher beschrieben worden; sie stimmt in Bezug auf die Lage und Form der 4 Saftdrüsen mit Cardamine pratensis überein. Die Abweichung besteht hauptsächlich darin, dass hier die Sichselbstbestäubung durch Anliegen der vier oberen Antheren mit ihren Rissen an der Narbe gesichert ist; dabei wurde denn auch eine stärkere Honigsaftabsonderung unnöthig, so dass die Kelchblätter hier nicht ausgesackt sind, sondern flach, und bald nach dem Aufgehen der Blüthe abfallen.

Ganz ähnlich wie bei Alliaria officinalis sind nach H. Müller (l. c. p. 138) die Saftdrüsen bei Sisymbrium officinale, auch hier findet leicht Sichselbstbestäubung statt.

Von besonderem Interesse dürften die Saftdrüsenverhältnisse bei Dentaria bulbifera, Fig. 19, sein, die sich im Grossen und Ganzen hier an die vorher besprochenen Fälle anreihen; es sind hier nämlich zwei kleinere Saftdrüsen vorhanden, die am Grunde der langen Staubgefässpaare aussen sich befinden und zwei grössere, stark ausscheidende, welche aussen am Grunde der hier rudimentären kurzen Staubgefässe stehen. An diesen Staubgefässen ist nur ein kurzes Filament ausgebildet und die Anthere fehlt vollständig, während die Saftdrüse, wie gesagt, hier stark entwickelt ist. Dieser Fall zeigt, dass die Saftdrüsen bei den Cruciferen nicht als Umwandlungsprodukt selbstständiger, blattartiger Gebilde aufzufassen sind, sondern als Zubehör zu den Staubgefässen. Namentlich dürfen wir nicht wie H. Müller es so darstellen, als ob die Saftdrüse, welche rudimentär oder entwickelt am Grunde der längeren Staubgefässpaare bei vielen Cruciferen sich findet, das Umwandlungsprodukt eines dort in den Blattkreisen der Blüthen ausgefallenen Staubgefässes sei. H. Müller spricht mehrfach von diesen letzten Saftdrüsen, dass sie sich an der Stelle der beiden verschwundenen kürzeren Staubgefässe fänden, damit soll aber vielleicht nur die Oertlichkeit ihres Vor-

kommens bezeichnet werden, nicht die wirkliche Stellvertretung eines ausgefallenen Staubfadenkreises, denn über die Streitfrage, ob bei den Cruciferen ein Kreis von zwei kürzeren Staubgefässen ausgefallen sei, hat ja Eichler (Eichler: über den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen etc. in Flora 1865 p. 498; besonders p. 519) eine entscheidende Untersuchung veröffentlicht, deren Resultat die Negation eines solchen ausgefallenen Kreises ist. — Die Kelchblätter, welche in der Nähe der grossen Saftdrüsen liegen, sind zur Aufnahme des Honigsaftes ein klein wenig ausgesackt, während die Kelchblätter unterhalb der an den langen Filamentpaaren liegenden kleineren Drüsen eine solche Aussackung nicht zeigen. Nach den grossen Saftdrüsen hin gehen die beiden benachbarten Blüthenblätter nach ihrer Basis zu weiter auseinander, als dies bei den vor den kleineren Saftdrüsen liegenden Blüthenblatträndern der Fall ist, und ausserdem ist auch durch das Fehlen der unteren Antheren der Zugang zu den beiden grossen Saftdrüsen weit offen — alles Verhältnisse, welche den für eine Fremdbestäubung nützlichen Insektenbesuch begünstigen. Die hier allein vorhandenen oberen Antheren liegen mit ihren Rissen beim Aufspringen dem Blüthencentrum zugekehrt, so dass auch die Sichselbstbestäubung angebahnt ist; wenn dennoch bei möglicher Sichselbstbestäubung und den Mitteln zur Anlockung der die Fremdbestäubung vollziehenden Insekten hier so selten sich Früchte ausbilden, so hat dies darin seinen Grund, dass den jungen Früchten die Kraft durch die in den Blattachseln sich ausbildenden Bulbillen entzogen wird.

Bunias aspera, Fig. 20, zeigt auch 4 Saftdrüsen, 2 abortirte am äusseren Grunde der langen Filamentpaare und 2 ausgebildete um die Basis der kurzen Staubgefässe herum; doch liegt hier im Gegensatz zu den vorhergehenden Fällen der hauptsächlich ausscheidende dicke Wulst zwischen Filament und Fruchtknoten und nicht dem Kelchblatt zu, was dadurch bedingt ist, dass die kurzen Filamente sich ziemlich weit vom Fruchtknoten zurückbiegen. Die oberen Antheren drehen sich beim Aufgehen von einander und von der Narbe weg, so dass nun jeder der 3 Eingänge zum Honigsaft von den Rissen dreier Antheren umgeben ist, und so die Fremdbestäubung durch Insekten gesichert, die Sichselbstbestäubung verhindert erscheint.

Auch bei Eruca sativa, Fig. 21, sind 4 Saftdrüsen vorhanden, von denen die 2 kleineren, an der Basis der langen Filamentpaare nach aussen gelegen, wohl kaum ausscheiden; bedeutend grösser und sicher ausscheidend sind die an der Basis der kurzen Filamente zwischen diesem und dem Fruchtknoten gelegenen Saftdrüsen. Alle Antheren öffnen sich hier nach dem Centum der Blüthe zu und die vier oberen liegen bei ihrem Oeffnen so nahe an der Narbe, dass Sichselbstbestäubung unvermeidlich ist; später biegen sie sich aber von der Narbe rückwärts, wodurch der Zugang zu den ausscheidenden Saftdrüsen den Insekten offen gelegt und so die Fremdbestäubung angebahnt wird.

Barbarea vulgaris zeigt in ihren auch hier vorhandenen 4 den vorigen gleichgebildeten Saftdrüsen eine bemerkenswerthe Abweichung in deren Form. Die beiden an der Basis der langen Filamentpaare liegenden haben die Gestalt eines Höckers und scheinen auf Kosten ihres Ausscheidungsvermögens sich vergrössert zu haben. Zwischen der Basis jedes kurzen Filaments und dem Fruchtknoten liegt zwar nur ein schmaler Drüsenwulst, der aber der Ausscheidung dient und den Honigsaft in die schwache Aussackung des darunter liegenden Kelchblattes deponirt. Die Kelchblätter unterhalb der grossen nicht ausscheidenden Drüsen haben eine flache Basis. Auch durch die Stellung der oberen Antheren, welche sich mit ihren Rissen von der Narbe ab und dem zu den kleinen wulstigen Drüsen führenden Eingang zuwenden, ist angezeigt, dass nur von diesen letzteren Saft ausgeschieden wird; wollte ein Insekt zu den höckerigen Drüsen am Grunde der langen Filamente vordringen, so würde es auf diesem Wege nur die Rücken der oberen Antheren berühren und keinen Pollen angestrichen erhalten.

Sehr ähnlich ist das Verhältniss der 4 Saftdrüsen bei Raphanus caudatus, Fig. 22, nur dass hier die beiden am Grunde der langen Filamentpaare liegenden, nicht ausscheidenden noch stärker in Grösse ausgebildet sind, als dies bei Barbarea vulgaris der Fall ist.

Auch bei Cakile maritimum, Fig. 23, wo in gleicher Stellung wie bei den vorher besprochenen Arten 4 Saftdrüsen vorhanden sind, sind die 2 äusseren am Grunde der langen Filamentpaare in eine lange Spitze ausgezogen und scheinen nicht auszu-

scheiden. Abweichend verhalten sich die zwischen Fruchtknoten und kurzen Filamenten liegenden Saftdrüsen, indem diese, stark ausscheidend, eine zweilappige Gestalt haben, und so in einem gewissen Uebergange zu dem schon besprochenen Vorkommen von 2 getrennten je rechts und links am Grunde des kurzen Filaments befindlichen Saftdrüsen stehen. Die unteren Antheren sind mit ihren Rissen zwar der Narbe zugewandt, aber von derselben entfernt, während bei den oberen das eigenthümliche Verhältniss sich findet, dass sie sich zwar mit ihren Rissen vom Fruchtknoten durch Drehung nach rechts und links abwenden, dass sie aber mit ihrem unteren Theil die Narbe berühren und so zu gleicher Zeit diese mit einem Theil ihres Pollens direkt bestäuben, den anderen gegen den Eingang zum Honigsaft kehren und so zur Fremdbestäubung darbieten. Wir haben hier also trotz der starken Honigentwickelung doch eine Vorrichtung zur Sichselbstbestäubung, was vielleicht mit dem spärlichen manchmal durch Stürme ganz verhinderten Insektenbesuch dieser am Meeresstrande wachsenden Pflanze im Zusammenhange steht.

Aehnlich wie in dem soeben besprochenen Fall sind bei Rapistrum rugosum von den vier hier sich findenden Saftdrüsen die zwei am Grunde der langen Filamente befindlichen von Papillengestalt; sie springen offen nach aussen vor und liegen wegen weiter Zurückbiegung der unter ihnen befindlichen Kelchblätter den Insekten in der Weise zugänglich, dass diese beim Besuche derselben Antheren und Narbe nicht zu berühren brauchten, sondern von der Seite zu ihnen gelangen könnten. Es findet sich aber hier eine Einrichtung, durch welche die Insekten bei ihrem Rückwege aus der Blüthe, den sie ja gewöhnlich unter Bewegung nach aufwärts unternehmen, Pollen angestrichen bekommen, nämlich den aus den oberen Antheren, welche sich nicht nur halb, wie in den vorher besprochenen Fällen von der Narbe mit ihren Rissen weggewendet haben, sondern mit diesen vollständig nach der Peripherie der Blüthe zu liegen, so dass von ihnen weder selbstständig der Pollen auf die Narbe gelangen, noch auch leicht durch Insekten auf ihrem Rückwege aus der Blüthe dorthin befördert werden kann. Die unteren Antheren haben ihre Risse zwar dem Centrum der Blüthe zugekehrt, sind aber von der Narbe entfernt; innen, an dem Grunde ihrer Filamente steht eine

Saftdrüse von breitgezogener Gestalt, die an zwei Stellen Saft ausscheidet und eine Uebergangsstufe, anderer Natur als bei Cakile maritimum, zur Theilung in zwei getrennte Saftdrüsen darstellt. Der Eingang zu ihr ist nur von oben an den Rissen der unteren Antheren vorbei möglich, indem hier das benachbarte Kelchblatt in aufrechter Stellung eng dem Filament von aussen anliegt.

Eine nur schwache Andeutung von Saftdrüsen, die zu den langen Filamenten gehören, findet sich — neben den auf der Innenseite der kurzen Filamente stark ausgebildeten — bei Myagrum perfoliatum in Form von schmalen grünlichen Streifen.

Im Allgemeinen selten sind die Fälle, wo die zwei Saftdrüsen am Grunde der langen Filamentpaare ganz den beiden am Grunde der kurzen Filamente gleichen. Es findet dies bei Sinapis alba, Fig. 24, statt. Bei dieser Gleichartigkeit stehen auch die vier unter den Saftdrüsen liegenden Kelchblätter gleichmässig horizontal ab, und die Insekten könnten von unten her zum Honigsaft überall gelangen, ohne Narbe oder Antheren zu berühren; besuchen sie hingegen von oben her die Blüthen, was wegen des dichten Standes derselben wohl immer geschehen wird, so ist dadurch, dass die oberen Antheren sich mit ihren Rissen ganz von der Narbe wegwenden, in ausgezeichneter Weise dafür gesorgt, dass der Pollen aus ihnen nicht auf die in ihrem Rücken stehende Narbe gelange, sondern den die an ihrem Grunde befindlichen Saftdrüsen aufsuchenden Insekten angestrichen werde. Die unteren von der Narbe entfernten Antheren springen nach innen auf, entsprechend der an der Innenseite ihrer Filamente liegenden Saftdrüse.

Bei Sinapis arvensis ist nach den Beobachtungen von Sprengel (l. c. p. 334) und H. Müller (l. c. p. 140) das Verhältniss der Saftdrüsen ein ganz ähnliches wie bei Sinapis alba. Obgleich auch hier durch horizontales Abstehen der Kelchblätter die Saftdrüsen von unten und aussen her leicht zugänglich sind, so hat doch H. Müller keine Besucher auf diesem Wege den Honig gewinnen sehen. Gegen das Abblühen krümmen sich die früher mit ihren Rissen auch hier von der Narbe abgewandten oberen Antheren derartig um, dass nun, falls der Pollen nicht schon vorher von Insekten entfernt worden ist, Sichselbstbestäubung stattfinden kann.

Auch bei Brassica nigra ist Lage und Form der 4 Saftdrüsen

denen von Sinapis alba gleich, doch machen hier die Antheren beim Aufspringen keine Umdrehung, sondern liegen alle mit ihren Rissen der Narbe zugekehrt, wodurch Anfangs durch die vier oberen Sichselbstbestäubnng herbeigeführt wird, später biegen auch diese sich von der Narbe zurück und machen den Weg zu den Honigdrüsen offen. Letztere können hier nicht von aussen her erreicht werden, indem die Kelchblätter sich nicht horizontal umbiegen, und wir haben hier einen interessanten Fall des Zusammenhanges zwischen Stellung des Kelches und der Antherenrisse vor uns; denn wenn hier, wo die Antherenrisse nach innen liegen, der Kelch horizontal abstände, so würden die Insekten, beim immerhin möglichen Besuch der Saftdrüsen von aussen her, keinen Pollen angestrichen erhalten und so nicht der Fremdbestäubung dienen können; durch die Richtung der Antherenrisse nach innen und Absperrung des Weges zu dem Honigsaft von aussen her ist nun aber hier Selbst- und Fremdbestäubung gesichert.

Auch Brassica oleracea hat nach H. Müller (l. c, p. 139) vier gleich gestaltete Saftdrüsen an gleichen Stellen wie Brassica nigra; bei Brassica Napus hingegen sind zwei der Saftdrüsen, nämlich die an der inneren Basis der kürzeren Filamente gelegenen, grösser als die beiden anderen und scheiden an zwei Stellen Saft aus, stehen somit im Uebergange zu der bei anderen Cruciferen stattgehabten Trennung in zwei Saftdrüsen.

Ehe wir nun zur Besprechung solcher Fälle, wo 6 Saftdrüsen mehr oder weniger stark und getrennt ausgebildet sind, übergehen, haben wir hier einige solche zu verzeichnen, wo bei den an gleicher Stelle wie in den zuletzt besprochenen Fällen vorkommenden 4 Saftdrüsen die beiden an der inneren Basis der Filamente die kleineren sind und scheinbar dem Abortiren entgegen gehen.

Von Crambe hispanica, Fig. 25, erwähnt Sprengel (l. c. p. 333) nur, dass er im Gegensatz zu Linné nicht 2 sondern 4 Saftdrüsen gefunden. Namentlich ist es interessant, wie durch besondere Anhänge der Filamente ein bestimmter Zugang zu den hauptsächlichsten Saftdrüsen gebildet wird. Zwei weit offene Eingänge führen zu den zwei kleinen Saftdrüsen, welche sich je eine am Grunde der Innenseite der kleinen Filamente befinden, und um diese Eingänge herum sind die Antherenrisse gestellt, indem die oberen Antheren

beim Aufreissen eine kleine Drehung nach aussen zu von der Narbe weg vollziehen. An der Basis der langen Filamentpaare findet sich nun die grosse Saftdrüse, aus welcher der Saft von aussen her leicht gewonnen werden könnte, (ohne Nutzen für die Bestäubung) wenn der Eingang auf diesem Wege nicht versperrt wäre. Es geschieht dies durch zwei hakenartige Anhänge, welche sich an der oberen Hälfte der langen Filamente befinden und so gebogen sind, dass sie mit ihren Spitzen sowohl aneinander als an die Ränder der Blüthenblätter schliessen; in dieser Weise lassen die Filamente eine Spalte zwischen sich offen, durch welche der von oben und innen her eingeführte Insektenrüssel zu der an der Aussenseite ihrer Basis gelegenen Saftdrüse vordringen kann.

Ein noch stärkerer Gegensatz in der Ausbildung der beiden Saftdrüsenpaare tritt uns bei Crambe cordifolium, Fig. 26, entgegen. Hier sind die beiden am inneren Grunde der kurzen Filamente liegenden Saftdrüsen fast ganz abortirt, auch liegt hier ein Zugang von aussen her durch Abstehen der betreffenden Kelchblätter offen, so dass ein Besuch derselben für die Bestäubung nutzlos wäre. Anders verhält es sich mit den beiden sehr grossen an der Aussenbasis der langen Filamentpaare liegenden Saftdrüsen, zu denen auch der Zugang von aussen her schon durch Anliegen der Kelchblätter behindert ist. Die Lage der Risse an den oberen Antheren ist ganz der Narbe zugekehrt, so dass nur ein Eindringen vom Centrum der Blüthe her zu den grossen Saftdrüsen für die Fremdbestäubung von Vortheil sein kann, und hier ist denn auch dem Insektenrüssel genau der Weg vorgeschrieben. Zwar sind hier auch zwei hakige Anhängsel, je einer an der Innenseite der benachbarten Filamente, die aber in ihrer Stellung eine eigenthümliche Abweichung von denen bei Crambe hispanica zeigen. Dort bogen sich die Haken nach aussen um und lagen mit ihren Spitzen aneinander und am Rande der Blüthenblätter, hier biegen sie sich hingegen nach innen um, kreuzen sich dabei und liegen mit ihren Spitzen dem Fruchtknoten an, wodurch zwischen diesem und ihnen der Eingang zur grossen Saftdrüse liegt. Der hier eingeführte Insektenrüssel kann dann unten zwischen der die Filamente trennenden weiten Spalte leicht weiter zum Honigsaft vordringen. Auch an der dem Eingange zu den abortirten Saftdrüsen zuliegenden Seite der langen Filamente findet

sich ein Zahn, der aber eng dem Fruchtknoten anliegt und vielleicht als Ueberbleibsel eines früher für die jetzt abortirteu Saftdrüsen gebildeten Einganges jetzt ganz nutzlos ist. Die complicirte Einrichtung zur Gewinnung des Honigsaftes deutet hier auf die Vortheilhaftigkeit der Fremdbestäubung, denn die Sichselbstbestäubung ist hier durch die Nähe der Antherenrisse an der Narbe leicht möglich.

Nach diesen Fällen von angedeuteten Reducirungen von 4 Saftdrüsen auf 2 wenden wir uns zu solchen, wo die Zahl der Saftdrüsen sich von 4 allmälig auf 6 erhebt.

Bei Turritis glabra, Fig. 27, finden sich 2 Saftdrüsen an der äusseren Basis der langen Filamentpaare, während die Basis der kurzen Filamente einem Wulst aufsitzt, der rechts und links kurz kegelig hervortritt, als Anfang zu 2 getrennten Saftdrüsen. Alle Antherenrisse sind dem Centrum der Blüthe zugekehrt; die oberen Antheren liegen mit ihrer unteren Hälfte der Narbe an, die unteren mit ihrer Spitze, so dass Sichselbstbestäubung stattfindet, aber eben so gut können auch Insekten zwischen Antherenrissen und Narbe zu den Saftdrüsen vordringen und dabei Fremdbestäubung vollziehen.

Bei Cardamine Impatiens, Fig. 28, finden wir einen weiteren Schritt zu 6 vollständig getrennten Saftdrüsen, indem die beiden am Grunde der kurzen Filamente liegenden nur auf der Aussenseite dieser mit einem grossen Wulst verbunden sind. Die Filamente biegen sich weit vom Centrum der Blüthe zurück und lassen einen weiten Zugang zum Honigsaft vom Centrum der Blüthe aus, wobei die nach innen liegenden Risse aller Antheren leicht berührt und Fremdbestäubung, aber auch Selbstbestäubung vollzogen werden kann.

Sechs ganz gleichmässig entwickelte Saftdrüsen finden sich bei Isatis tinctoria, Fig. 29, wo dieselben auch in ganz gleichmässigen Entfernungen zwischen den Basen der 6 Staubgefässe liegen. Diese biegen sich beim Oeffnen der Blüthe derartig um, dass die Antheren sich weit von der Narbe entfernen und ihre Risse fast horizontal nach oben liegen. Insekten, welche durch die grossen Eingänge vom Centrum der Blüthe aus die Saftdrüsen besuchen, werden vornehmlich Fremdbestäubung vollziehen.

Einen Degradationszustand von 6 getrennten Saftdrüsen zeigt Cardamine hirsuta, Fig. 30, in Verbindung mit unvermeidlicher Sichselbstbestäubung. Die 6 Saftdrüsen liegen zwischen den 6 Fila-

menten ungefähr in gleichen Abständen vertheilt; am schwächsten ausgebildet sind die zwischen den Basen der langen Filamente. Die Saftausscheidung scheint eine äusserst schwache zu sein. Alle Antheren liegen mit ihren Rissen der Narbe an und bestäuben dieselbe unvermeidlich; die Sichselbstbestäubung hat hier den Vorrang; die Fremdbestäubung ist zwar nicht unmöglich, der zu ihr nöthige Insektenbesuch wird aber wohl meistens unterbleiben. — Bei den mehrfach untersuchten Exemplaren fanden sich auch die kürzeren Staubgefässe vollständig entwickelt, welche nach den in Floren gegebenen Diagnosen oft abortiren, ein Verhältniss, welches durch die, auch so durch die 4 langen Staubgefässe gesicherte Bestäubung erklärlich ist.

Mehr als 6 Saftdrüsen zeigte keine der untersuchten Cruciferen, dass aber auch solche, wenigstens eine Art, mit 8 Saftdrüsen vorkommen, zeigt die Abbildung, welche Caspary l. c. von Lobularia maritima in Figur 23 gegeben. Von diesen 8 Saftdrüsen (siehe Fig. 34) scheinen an der inneren Basis der kurzen Filamente je 2 zu stehen, wie wir dies ja in sehr vielen der beschriebenen Fälle gesehen; aber dann auch je 2 an der äusseren Basis der langen Filamente, wo in den anderen Fällen, wenn überhaupt hier Saftdrüsen vorkamen, nur eine solche stand. Dieses letztere Verhältniss ist nun besonders dadurch interessant, dass es die Ansicht, als ob die bei vielen Arten am Grunde des langen Staubgefässpaares stehende Saftdrüse die Stelle eines unterdrückten Staubgefässes vertrete, unhaltbar erscheinen lässt.

Mögen nun endlich einige von den vorigen ganz abweichende Fälle folgen:

Von Peltaria alliacea, Fig. 31, giebt Sprengel (l. c. p. 331) an, dass sich hier keine Saftdrüsen fänden. Innerhalb der Filamentbasen ist allerdings hiervon nichts zu sehen, ausserhalb der langen Filamentpaare findet sich aber ein dunkelgrüner saftausscheidender Streifen. Es wäre auch sonderbar, wenn hier, bei den grossen scheinenden Blüthen, die Insekten keinen Honigsaft vorfinden sollten. Der Rüssel derselben findet übrigens einen leichten Durchgang vom Centrum der Blüthe zum Honigsaft zwischen den von ihrer Basis ab weit von einander spreitzenden längeren Filamenten. Die durch Rückbiegung der Spitzen dieser über die Narbe geneigten oberen

Antheren können zwar die darunter befindliche Narbe bestäuben, ebenso gut wird aber durch Insekten Fremdbestäubung vollzogen werden.

Sehr eigenthümlich und von anderen Cruciferen abweichend sind die Blüthen von Lepidium ruderale, Fig. 32, (man vergleiche auch die Abbildung von Caspary l. c. Tafel Lepidium, Fig. 19) es sind hier nur 2 Staubgefässe vorhanden, nicht aber etwa die beiden kürzeren, sondern an der Stelle, wo bei anderen Cruciferen die Paare der längeren Staubgefässe stehen. An der Basis jeder dieser Staubgefässe findet sich rechts und links eine kleine Saftdrüse, so dass deren im Ganzen 4 vorhanden sind. Hier könnte man vielleicht sagen wollen, die beiden Saftdrüsen seien das umgewandelte Staubgefässpaar und das ausgebildete Staubgefäss sei dasjenige, welches in den meisten Fällen unterdrückt oder in eine Saftdrüse verwandelt werde, diese Erklärung erscheint aber doch zu gezwungen. Aus allen anderen besprochenen Fällen ergiebt sich mit Leichtigkeit für die Saftdrüsen die Erklärung, dass sie etwa ebenso wie die Anhänge an den Blüthenblättern mancher Sileneen, Zubehör der Staubgefässe seien (Eichler sagt zwar, l. c. p. 498 u. 543, dass von fast allen Autoren zugestanden werde, dass die glandulae hypogynae nur lokale Anschwellungen des Torus seien, denen keinerlei Blattbedeutung zugeschrieben werden könne; letzteres muss ohne Frage zugestanden werden, eine gewisse Abhängigkeit der Saftdrüsen von den Filamenten geht aber doch deutlich aus den obigen Beobachtungen hervor, so dass wir wohl den richtigen Ausdruck wählen, wenn wir sie als Zubehör der Filamente bezeichnen). Hier bei Lepidium ruderale hat nun das anstatt des Staubgefässpaares anderer Cruciferen einfach ausgebildete Staubgefäss ebenso an seiner Basis rechts und links eine Saftdrüse, wie dies bei vielen anderen Cruciferen die kurzen Filamente haben.

Dass übrigens diese Erklärung die richtige ist, zeigt besonders, ausser der schon besprochenen Lobularia maritima, das Verhältniss bei Dentaria pinnata, Fig. 33. Hier findet sich nämlich ausser der an der Aussenseite der Basis der kurzen Filamente stehenden, an zwei Stellen ausscheidenden zweihöckerige Saftdrüse, auch an jedem der 4 langen Filamente eine dreieckige ausscheidende kleine Saftdrüse, die diesen Filamenten offenbar angehören und nicht etwa

als eine in zwei Theile gespaltene Umwandlung eines ausgefallenen Staubgefässes angesehen werden können. Die Antherenrisse liegen hier dem Centrum der Blüthe zu, und so führt auch von diesem aus der Eingang zu den Saftdrüsen und zwar zwischen den unten voneinander entfernten Nägeln der Blüthenblätter hindurch. Zu den grossen zwei einzelnen Saftdrüsen ist dieser Eingang weiter als zu den aus zwei kleinen Drüsen gebildeten Paaren am Grunde der langen Filamente.

Wenden wir uns nunmehr zu einigen kurzen zusammenfassenden Bemerkungen über die im Vorstehenden genauer dargestellten Verhältnisse, so haben wir zuerst die verschiedenen Entwickelungsreihen der Saftdrüsen bei den Cruciferen in's Auge zu fassen, über welche die beigegebene Tafel den leichtesten Ueberblick geben kann. Der Zahl nach sind die beiden Extreme: der vollständige Mangel an Saftdrüsen, z. B. bei Arabis Thaliana, Fig. 1, und das Vorkommen dieser in der Zahl 8 bei Lobularia maritima, Fig. 34. Der Stellung nach haben wir an der Basis der kurzen Filamente entweder die Drüsen innerhalb dieser Basis, oder ausserhalb derselben, oder rechts und links von ihr, oder die Basis ist ringsum von einem Drüsenwulst umgeben, während, wenn an der Basis der langen Staubgefässe Saftdrüsen vorkommen, diese constant an der Aussenseite, niemals an der Innenseite stehen. Von dieser letzten Regel hat sich einstweilen keine Ausnahme gefunden.

Gehen wir nun an der Hand der Tafel auf die verschiedenen Stufen der Saftdrüsenentwickelung ein, so sehen wir als einen der einfachsten Fälle bei Dentaria digitata, Fig. 3, zwei Saftdrüsen, aussen am Grunde der Basis der kurzen Filamente je eine; bei Aubrietia Pinardi, Fig. 4, haben sich dann diese Drüsen so gestaltet, dass jede 2 nach aussen hervortretende Zipfel besitzt, ohne dass an der Innenseite der Filamentbasis ein Zusammenfliessen ihrer Ränder bemerkbar wäre, was bei dem daran sich schliessenden Cheiranthus Cheiri, Fig. 5, geschieht. Eine weitere Ausbildung erlangen die an gleicher Stelle liegenden Saftdrüsen bei Lunaria rediviva, Fig. 6, wo der Drüsenwulst, auf dem die kurzen Filamente sitzen, nicht nur nach aussen hin, rechts und links in zwei Spitzen vorgezogen ist, sondern

auch an der Innenseite; diese drei Zipfel sind hier aber noch miteinander durch einen drüsigen Streifen vereinigt, welcher bei Lunaria biennes, Fig. 7, verschwunden, so dass wir hier an der Basis der kurzen Filamente je drei getrennte Saftdrüsen sehen. Stellen wir uns nun vor, dass die beiden äusseren Drüsen allmälig verschwinden, so haben wir den von Brassica balearica, Fig. 8, dargestellten Fall, wo an der inneren Basis des kurzen Filaments eine einfache Saftdrüse sich findet. Hieran schliesst sich das Verhältniss von Iberis pinnata, Fig. 9, mit beginnender Zweitheilung jener Saftdrüsen als Uebergangsstufe zu den in Fig. 10—14 dargestellten Fällen, wo statt dieser einen Drüse sich deren zwei getrennte finden, die verschieden weite Entfernung voneinander zeigen und allmälig an die rechte und linke Seite der Filamente rücken, und welche ferner in verschiedenem Grade der Ausbildung sich befinden, sehr stark entwickelt bei Iberis sempervirens, Fig. 14, und Biscutella auriculata, fast ganz abortirt bei Draba verna, Fig. 10.

Als eine Uebergangsstufe zu dem Vorkommen von Saftdrüsen an der äusseren Basis der langen Filamentpaare zeigt sich dann Draba aizoides, Fig. 15. Hier läuft ein drüsiger aussen an zwei Stellen stärker verdickter Wulst um die Basis der kurzen Filamente herum, und von diesem Wulst geht eine drüsige Leiste an der äusseren Basis der langen Filamentpaare herum. Fälle von ausgeprägten vier im Kreuz gestellten Drüsen finden sich dann in den folgenden Figuren dargestellt, an denen wir aber wieder mancherlei Verschiedenheiten bemerken, je nachdem die zu den kurzen Filamenten gehörigen Drüsen an der Aussenseite derselben stehen, z. B. bei Arabis albida, Eig. 16, und Dentaria bulbifera, Fig. 19, oder an der Innenseite, wie bei Eruca sativa, Fig. 21, oder wulstartig die Basis umgeben mit stärkerer Anschwellung an der Aussenseite, Cardamine pratensis, Fig. 17, oder Innenseite, Bunias aspera, Fig. 20. Ferner sind die Grade in der Ausbildung der Saftdrüsen sehr verschieden: nur als Rudimente treten dieselben an der Basis der langen Filamente z. B. bei Arabis albida, Fig. 16, auf und schreiten dann fort bis zu dem Falle von Sinapis alba, Fig. 24, wo sie den zu den kurzen Filamenten gehörigen ganz gleichen. Dann sehen wir weiter ein allmäliges Ueberwiegen in der Ausbildung derselben gegenüber denen, welche an der Basis der kurzen Filamente liegen bis zu dem

Grade, wie er von zwei Crambe-Arten in Fig. 25 und 26 dargestellt worden.

Kommen wir zu den Uebergängen zu der Ausbildung von 6 getrennten Saftdrüsen, so sehen wir zuerst bei Brassica Napus und Rapistrum rugosum (deren Abbildung der Kürze halber unterlassen wurde) eine Andeutung zu einer Zweitheilung der an der inneren Basis der kurzen Filamente liegenden Saftdrüsen, welche Zweitheilung noch weiter bei Cakile maritimum, Fig. 23, auftritt und durch die weiteren Uebergangsstufen von Turritis glabra, Fig. 27, und Cardamine Impatiens, Fig. 28, zu dem Verhältniss von Isatis tinctoria, Fig. 29, hinüberleitet, wo 6 ganz gleiche Saftdrüsen ausgebildet sind, die so stehen, dass sie die Zwischenräume zwischen den 6 Filamenten ausfüllen. Von diesem Zustande stellen die Saftdrüsen von Cardamine hirsuta, Fig. 30, einen Fall der Verkümmerung dar.

Während nun in den vorhergehenden Fällen an der Basis der langen Filamentpaare keine oder nur je eine Saftdrüse stand, und die Vermehrung dieser auf 6 durch Theilung der an der Basis der kurzen Filamente stehenden hervorgebracht wurde, so haben wir noch die wenigen Fälle zu erwähnen, wo an der Basis der langen Filamentpaare sich je zwei Saftdrüsen entwickelt haben. Bei Peltaria alliacea, Fig. 31, sind dieselben noch durch einen Drüsenstreifen verbunden, bei Lepidium ruderale, Fig. 32, hingegen vollständig getrennt und überhaupt allein vorhanden; bei Dentaria pinnata, Fig. 33, gesellen sich zu ihnen, die nur schwach ausgebildet sind, an der Basis der kurzen Filamente je eine stark ausscheidende, zur Theilung neigende Saftdrüse, so dass wir hier deren im Ganzen sechs haben. Die höchste Anzahl erreichen dieselben aber bei Lobularia maritima, Fig. 34, wo an der Innenseite jedes kurzen Filaments und an der Aussenseite jedes langen Filamentpaares 2 Saftdrüsen stehen. Ob diese 8 Saftdrüsen, ähnlich wie bei Isatis tinctoria die 6, ganz gleichmässig ausgebildet sind, mag dahingestellt bleiben. Wie diese letzten Fälle — neben anderen Verhältnissen — dafür sprechen, dass die Saftdrüsen der Cruciferen Zubehör der Staubgefässe sind und nicht etwa in dem Falle, wo sie an der Aussenbasis der langen Filamente stehen, als Umwandlungsprodukt eines dort ausgefallenen kurzen Filaments anzusehen sind, darüber ist oben p. 23 u. 31 schon gesprochen worden.

Bei diesem sehr verschiedenartigen Vorkommen der saftausscheidenden Organe bei den Cruciferen war nun zu erwarten, dass auch die Bestäubungsweisen in dieser Familie sehr verschieden sein würden, und wirklich finden wir hier die mannigfaltigsten Stufen von der Sichselbstbestäubung bis zu stark begünstigter Fremdbestäubung und haben hier namentlich, wie schon H. Müller (l. c. p. 141) angedeutet, eine grosse Anzahl von solchen Fällen, wo Sichselbstbestäubung und Fremdbestäubung zu gleicher Zeit möglich sind. Mit letzterem Verhältniss steht es dann jedenfalls auch in Verbindung, dass wir hier in so vielen Fällen keine Abhängigkeit des Vorkommens der Saftdrüsen von den Einrichtungen zur Sichselbst- oder Fremdbestäubung finden; wir haben hier eben eine Familie vor uns, in welcher die Bestäubungseinrichtungen nach verschiedenen Seiten hin sich ausgebildet haben, und wahrscheinlich in noch weiterer Umbildung begriffen sind, was vielleicht noch durch den Umstand angedeutet wird, dass in manchen Fällen an den verschiedenen Individuen derselben Species und an einer und derselben Blüthe zu verschiedener Zeit ihrer Entwickelung verschiedene Bestäubungweisen ermöglicht sind. In Bezug auf letzteres ist hier namentlich dies zu betonen, dass die vorstehenden Beobachtungen nicht den Anspruch darauf machen, dass jede Species in allen Individuen und diese zu allen Zeiten sich so verhalten, wie beschrieben worden; es können leichtlich hier Abweichungen nach verschiedenen Richtungen hin sich finden.

Doch fassen wir die verschiedenen Bestäubungsverhältnisse noch etwas näher in's Auge. Wir haben zuerst eine von Anfang an erfolgende direkte Ablagerung des Pollens auf die benachbarte Narbe, die Sichselbstbestäubung, bei einer ganzen Reihe von Arten, bei denen theils alle Antheren mit ihren Rissen der Narbe anliegen, theils nur die oberen, oder die oberen mit ihrer unteren Hälfte, die unteren mit ihrer oberen. Hier könnten wir vermuthen, dass die Saftdrüsen meistentheils fehlen würden, es ist dies aber nur bei wenigen Arten der Fall, z. B. bei Arabis Thaliana, Fig. 1; bei anderen, z. B. bei Cheiranthus Cheiri, Fig. 5, kommen ganz stark ausgebildete Saftdrüsen vor, so dass hier neben der Sichselbstbestäubung Insekten zur Fremdbestäubung angelockt werden.

In einer anderen Reihe von Fällen ist die Einrichtung derartig,

dass in der ersten Periode des Blühens der Pollen nicht direkt auf die Narbe derselben Blüthe sich ablagert, sondern dass dies erst in einer zweiten Periode geschieht, wenn der Besuch der Insekten ausgeblieben. Hierher gehört Sinapis arvensis, Lepidium sativum, Cardamine pratensis, Biscutella auriculata und andere.

Weiter haben wir dann solche Fälle, wo zwar keine direkte Deponirung des Pollens auf die Narbe durch Anliegen der Risse jener stattfindet, wo aber die betreffenden Theile doch so zu einander stehen und die Einrichtungen derartige sind, dass Insekten in erster Linie Selbstbestäubung vollziehen werden, wenn auch die Fremdbestäubung nicht ausgeschlossen. Beispiele dieser Art boten: Neslia paniculata, Dentaria digitata, Aubrietia Pinardi, Carpoceras sibiricum.

Bei Cakile maritimum scheint Selbstbestäubung und Fremdbestäubung gleichmässig stattfinden zu können, während nun eine Reihe anderer Fälle folgt — Iberis pinnata, Bunias aspera, Cardamine amara, Alyssum argenteum — wo die Fremdbestäubung vor der Selbstbestäubung ganz offenbar begünstigt erscheint; jedenfalls würde es uns aber zu weit führen, wenn wir hier die betreffenden schon oben besprochenen Einrichtungen noch wiederholt darlegen wollten; nur so viel sei gesagt, dass die Abwendung der Antheren von der Narbe, die entfernte Lage der unteren von dieser, die durch Stellung der Blumen- und Kelchblätter, sowie durch die Anhänge an Filamenten gebildeten Wege zu den Saftdrüsen hier die Begünstigung der Fremdbestäubung hervorbringen.

Am stärksten bevorzugt erscheint aber die Fremdbestäubung bei Draba aizoides, deren Blüthen protogynische sind, so dass die jüngeren mit dem Pollen der älteren durch die Insekten ihre Bestäubung erhalten.

Dass in vielen Fällen die Stellung der Blüthentheile zu einander in einem deutlichen Zusammenhange mit dem Orte, wo die Saftdrüsen sich finden, stehe, sei hier nur im Allgemeinen andeutungsweise wiederholt; wohl dürfte es aber noch von einigem Interesse sein in Bezug auf diese Verhältnisse auf einzelne Gattungen aufmerksam zu machen, deren Species sich im Vorkommen der Saftdrüsen und der hiermit verbundenen Organisation der Blüthen von einander in merkwürdiger Weise unterscheiden.

Von Cardamine sind oben 4 Arten beschrieben worden, nämlich

C. amara, pratensis, Impatiens und hirsuta. Von diesen haben Cardamine pratensis und amara ungefähr gleiche und gleichgestellte Saftdrüsen, nämlich zwei wulstartige den Grund der kurzen Filamente umgebende mit starker Ausscheidung nach aussen hin, und zwei kleinere, kaum ausscheidende, je eine aussen am Grunde der langen Filamentpaare. Der Unterschied in den Bestäubungsverhältnissen dieser beiden Arten liegt besonders in der Lage der Filamente und der Länge des Fruchtknotens, also Lage der Narbe: bei C. pratensis, Fig. 17, liegen, wenigstens bei gutem Wetter, die oberen Antheren so, dass ihre Risse der benachbarten Narbe abgewandt sind, wodurch Sichselbstbestäubung vermieden wird; bei C. amara, Fig. 18, hingegen liegen diese Risse der Narbe zugekehrt und hier wird nun die Sichselbstbestäubung dadurch vermieden, dass einestheils wegen der Kürze des Fruchtknotens die Narbe tiefer unten liegt, anderntheils die Filamente sich weiter vom Centrum der Blüthe zurückbiegen, als dies bei C. pratensis der Fall ist. Bei C. Impatiens, Fig. 28, finden wir dann den Drüsenwulst an der inneren Seite der kürzeren Filamente nicht mehr geschlossen, und es tritt hier ein Uebergang zur Trennung des übrig gebliebenen äusseren Drüsenwulstes in zwei einzelne uns entgegen, welche Trennung dann bei C. hirsuta, Fig. 30, sich vollständig vollzogen hat. Hier tritt aber die Ausbildung dieser Drüsen ganz zurück, sie sind nur als kleine Rudimente vorhanden, womit es dann in offenbarem Zusammenhange steht, dass hier die Antherenrisse der Narbe anliegen, also Sichselbstbestäubung stattfindet, und die scheinende Blumenkrone von C. pratensis und amara in eine wenig leuchtende umgewandelt ist. Bei C. Impatiens fehlt diese ganz, hier bieten aber die stark ausgebildeten Saftdrüsen, vielleicht mit besonderem Geruch verbunden, ein hinlängliches Anlockungsmittel, auch scheint hier bei der Lage der Antherenrisse nach dem Centrum der Blüthe zu im Nothfalle Sichselbstbestäubung stattfinden zu können.

Auch die Gattung Iberis zeigt in I. pinnata, Fig. 9, und I. sempervirens, Fig. 14, zwei verschiedene Stufen in der Entwickelung der Saftdrüsen; besondere Verschiedenheiten dieser treten aber in der Gattung Dentaria auf. Den einfachsten Fall bietet D. digitata, Fig. 3, wo nur 2 Saftdrüsen sich finden, je eine aussen an der

Basis der kurzen Filamente, während bei D. bulbifera, Fig. 19, ausser den an gleicher Stelle gelegenen 2 Saftdrüsen sich an der Aussenbasis jedes langen Filamentpaares eine, wenn auch kaum stark ausscheidende Saftdrüse findet. Bei Dentaria pinnata, Fig. 33, ist dann endlich ein noch weiterer Schritt zur Vermehrung der Drüsenanzahl geschehen, denn es findet sich hier an der Basis der kurzen Filamente aussen eine zweihöckerige, also wohl in Zweitheilung begriffene Saftdrüse vor, während an der Rückenbasis der langen Filamentpaare diese Theilung wirklich stattgefunden hat, so dass wir hier in einer Gattung drei Stufen der Drüsenbildung vertreten haben.

So sehen wir denn — um ein Gesammtresultat zu geben — in der Familie der Cruciferen ein interessantes Beispiel dafür, dass trotz morphologischer Gleichartigkeit, die uns hier in den Blüthen so auffallend entgegentritt, dennoch grosse biologische Verschiedenheiten an diesen sich finden, welche mit besonderer Anordnung, Stellung und Form der morphologisch gleichartigen Organe in Beziehung stehen. Wir sehen, dass diese biologischen Verschiedenheiten sich in keiner Weise an die sonstige Verwandtschaft der einzelnen Gattungen kehren, was namentlich in den Fällen uns entgegentritt, wo in einer und derselben Gattung Arten mit sehr verschiedener Ausbildung der Saftdrüsen sich finden. Alle diese Verschiedenheiten und Abänderungen stehen jedenfalls mit den veränderten Lebensverhältnissen, denen eine Pflanzengattung bei der Ausbildung ihrer Arten ausgesetzt war, in engster Beziehung. Unter dem Einfluss dieser veränderten Lebensbedingungen hat die Variation bald in dieser, bald in jener Richtung zu den Verschiedenheiten geführt, wie sie uns jetzt in den Blüthen dieser Familie vorliegen, welche Verschiedenheiten vielfach den Eindruck des Nichtfixirten machen, so dass es den Anschein hat, als ob die Blüthen der Cruciferen in gewisser Weise, besonders aber in Bezug auf ihre Saftdrüsen, zu einem festeren Abschluss noch nicht gekommen seien, wie er uns in den Gliedern anderer Familien sich zeigt. In dieser Richtung ist auch die Bemerkung von Eaton (Proceed. of the Roy. Soc. XXIII. p. 353) über Pringlea antiscorbatica von Interesse, indem derselbe meint, dass diese Crucifere ihre Windblüthigkeit auf Kergueleeiland erst vor kurzer Zeit erlangt habe: während nämlich dieselbe

gewöhnlich kronenlos ist, findet sie sich an geschützten Plätzen beim Royal Sound häufig mit 1—4 Blüthenblättern, die Zahl derselben in einem und demselben Blüthenstande wechselnd.

Freiburg i. B., im November 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Diagramme und Seitenansichten von Cruciferenblüthen. Die Bezeichnung der Kelchblätter, Blüthenblätter, Staubgefässe, Saftdrüsen und der Narbe mit Buchstaben schien unnöthig, auch die Lage der Antherenrisse wird ersichtlich sein; die dunkel gehaltenen Stellen bezeichnen die Saftdrüsen, deren Gestalt auch in den Diagrammen dargestellt worden. Bei den Seitenansichten sind die hinter dem Fruchtknoten liegenden Staubgefässe weggelassen. Auch die Entfernungen der Blüthenblattränder von einander, sowie der Kelchblattränder sind durch die Abstände zwischen den betreffenden Linien angedeutet.

Fig. 1. Arabis Thaliana, p. 11.
1a. Seitenansicht.
Fig. 2. Neslia paniculata, p. 11.
Fig. 3. Dentaria digitata, p. 12.
Fig. 4. Aubrietia Pinardi, p. 13.
4a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 5. Cheiranthus Cheiri, p. 12.
5a. Seitenansicht vom kurzen Filament aus.
Fig. 6. Lunaria rediviva, p. 14.
Fig. 7. Lunaria biennis, p. 13.
7a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 8. Brassica balearica, p. 14.
Fig. 9. Iberis pinnata, p. 14.
9a. Seitenansicht vom kurzen, hier abgeschnittenen Filament aus, links und rechts die mit Anhängseln versehenen Kelchblätter.
Fig. 10. Draba verna, p. 15.
Fig. 11. Lepidium sativum, p. 16.
11a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 12. Berteroa incana, p. 17.
12a. Seitenaesicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 13. Alyssum argenteum, die von den Antheren ausgehenden Linien bezeichnen die Lage der am Grunde ihrer Filamente befindlichen Anhängsel, p. 17.
Fig. 13a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 14. Iberis sempervirens, p. 18.
Fig. 15. Draba aizoides, p. 18.
15a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 16. Arabis albida, p. 20.

Fig. 17. Cardamine pratensis, p. 21.
17a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 18. Cardamine amara, p. 21.
18a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 19. Dentaria bulbifera, p. 22.
Fig. 20. Bunias aspera, p. 23.
Fig. 21. Eruca sativa, p. 24.
Fig. 22. Raphanus caudatus, Seitenansicht von den langen Filamenten aus, p. 24.
Fig. 23. Cakile maritimum, p. 24.
23a. Seitenansicht vom kurzen abgeschnittenen Filamente aus.
Fig. 24. Sinapis alba, p. 26.
24a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 25. Crambe hispanicum, p. 27; die Anhänge an den paarigen Antheren bezeichnen die Lage der an den dazu gehörigen Filamenten befindlichen Anhänge.
Fig. 25a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 26. Crambe cordifolium, p. 28. Bedeutung der Antherenanhänge, wie bei der Fig. 25; der die Narbe umgebende Kreis bedeutet den Umfang des Fruchtknotens.
Fig. 27. Turritis glabra, p. 29.
Fig. 28. Cardamine Impatiens, p. 29.
Fig. 29. Isatis tinctoria, p. 29.
29a. Seitenansicht von den langen Filamenten aus.
Fig. 30. Cardamine hirsuta, p. 29.
Fig. 31. Peltaria alliacea, p. 30.
Fig. 32. Lepidium ruderale, p. 31.
Fig. 33. Dentaria pinnata, p. 31.
Fig. 34. (Nach Caspary) Lobularia maritima p. 30.

Anatomische Notizen.

(Mit Tafel II.)

Von

Dr. Joseph Moeller.

I. Quebracho blanco (Fig. 1 u. 2).

Gelegentlich der Untersuchung des als Gerbmaterial im Handel vorkommenden Quebrachoholzes stiess ich auch auf ein Holzmuster, das unter dem Namen Quebracho blanco von der Argentinischen Republik auf die Wiener Ausstellung 1873 geschickt worden war.

Dieses Holz zeigt eine so merkwürdige anatomische Eigenthümlichkeit, dass eine selbstständige Mittheilung derselben wohl berechtigt erscheinen dürfte.

Das Holz ist sehr hart, schwer spaltbar, von der Dichte 1,16 und gleichmässig ledergelb. Es scheint nach den vorliegenden Mustern ein Splint- oder Reifholz zu sein.

Man erkennt schon mit freiem Auge am geglätteten Querschnitte die dicht gedrängten, sehr zarten, gestreckt verlaufenden Markstrahlen und zahlreiche zerstreut stehende Gefässporen.

Mikroskopischer Befund. Die Gefässe stehen ausnahmslos isolirt. Ihr Lumen ist fast regelmässig kreisrund oder verzogen, nur wenig radial gestreckt, im Durchmesser sehr verschieden, von 0,06 bis 0,2 Mm. Thyllen sind gewöhnlich. Die Wandverdickung ist mässig, die Poren sind klein, rundlich behöft. Parenchymzellen sind vereinzelt, keinen Hof bildend, den Gefässen angelagert oder in Libriform zerstreut oder sie bilden kurze, unterbrochene, tangentiale Reihen. Die Libriformfasern haben am Querschnitte wenig verschiedene Dicke, 0,02 Mm. im Mittel, und sind durch ihre rundlichen nicht polygonalen Conturen auffallend. Ihre radiale Anordnung ist

verwischt. Die Verdickung, welche sehr beträchtlich ist und mehr als zwei Drittel der Innenbreite beträgt, lässt keine concentrische Schichtung wahrnehmen und ist reichlich von ungewöhnlich breiten Poren durchzogen. Die Markstrahlen sind sehr genähert, 1—4 Zellreihen breit. Die äusseren Markstrahlzellen sind kürzer, häufig isodiametrisch und führen schön ausgebildete Oxalate.

So weit bietet das Holz keine ungewöhnlichen anatomischen Verhältnisse, auffallend sind nur die Zahl und Grösse der Poren im Libriform, die sonst bekanntlich an Schnitten gar nicht sichtbar zu sein pflegen. Betrachten wir nun die isolirten Elemente.

Das tracheale System ist nur durch vollständig perforirte Gefässe vertreten, die Parenchymzellen haben conjugirende Fortsätze (hp), die krystallführenden Zellen (k) werden als Kammerfasern erkannt, in denen die Krystalle von einem Celluloseschlauch umgeben sind. Die Libriformfasern endigen kurz gespitzt, häufiger knorrig (l) oder gegabelt. Ihre Poren sind durchaus eigenthümlich, wie man sie wohl in manchen Steinzellen (z. B. in der Fruchtschale von Phytelephas macrocarpa), nicht aber an irgend einem Elemente des Holzes beobachtet hat. Sie werden auf der Primärmembran breit angelegt, während die späteren Verdickungsschichten nur einen engen Kanal freilassen. Dadurch gleichen sie im Querschnitte kleinen Kopfdrüsen und, da sie ungewöhnlich reichlich vorkommen, verleihen sie den isolirten Libriformfasern ein Relief, als ob sie vernietet wären. Die Poren sind von einer feinen, widerstandsfähigen Membran ausgekleidet. Es geht dies daraus hervor, dass durch das Schultze'sche Macerationsgemisch die erweiterten Enden der Poren (Köpfchen) blossgelegt werden, indem die Primärmembran zerstört wird. Dadurch erscheinen die Fasern wie von Perlenschnüren eingesäumt. Man findet häufig in Macerationspräparaten isolirte oder seitlich zusammenhängende, nach Art eines Rosenkranzes gereihte Kügelchen. Sie finden ihre Erklärung durch l, in der Fig. 2, welche die Porenenden in der Ablösung begriffen zeigt.

An geformten Inhaltsstoffen sind nur unregelmässige Klümpchen von dunkel bernsteingelber Farbe anzuführen, die sich in geringer Menge in allen parenchymatischen Elementen vorfinden. Sie verändern ihre Farbe auf Zusatz von

Eisenchlorid nicht, wie dieses Reagens überhaupt in keinem Elemente Gerbstoff anzeigt. Die Substanz ist in
Wasser und Glycerin unlöslich, in
Alkohol schwer, in
Terpenthin vollkommen löslich.

Kalilauge färbt die unter Wasser farblosen Zellwände unter beträchtlicher Quellung citronengelb und löst den Inhalt der Parenchymzellen.

Schwefelsaures Anilin färbt alle Membranen intensiv goldgelb.

Chromsäure. Dieses Reagens ist deshalb von hohem Werthe, weil es gestattet, die allmälige Lösung der Zellwände zu verfolgen An Längsschnitten erscheinen in der stark gequollenen, fast unsichtbar gewordenen Membran der Libriformfasern die Reihen von geköpften Poren, ein Beweis mehr, dass dieselben, wie schon aus Macerationspräparaten zu schliessen war, von einem widerstandsfähigeren Häutchen ausgekleidet sind.

Chlorzinkjod färbt die Primärmembran gelb und trennt sie scharf von den sich bläuenden Innenschichteu. An vielen Stellen, die sich durch kein anderes Merkmal als durch stark abgerundete (walzliche) Libriformfasern auszeichnen, sieht man diese violett gesäumt und die anfangs hellgelb gefärbten Schichten bläuen sich allmälig, behalten aber auch nach längerer Einwirkung des Reagens einen gelblichen Schimmer.

So interessant die Lösung der Frage wäre, ob dieser Zustand der Primärmembran auf einem Verharren der ursprünglichen Cellulosenatur beruht oder ob sie als eine rückschreitende Metamorphose zu deuten sei — begreiflicherweise lässt sich aus dem verfügbaren Materiale entscheidende Antwort nicht geben. Ich möchte mich für die letztere Auffassung aussprechen und zwar aus dem Grunde, weil mir kein Fall bekannt ist, in dem die Primärmembran einer Libriformfaser nicht verholzt wäre, während die rückschreitende Metamorphose, welcher Art immer, von dem ältesten Theile der Zellwand den Anfang zu nehmen pflegt. A. Vogl beschreibt bei der Bildung des Angelin-Cedraharzes im Holze von Ferreira spectabilis (Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. IX.) Libriformfasern, deren im intacten Zustande polygonale Querschnittsgrenzen sich abrunden und deren „Zwischensubstanz“ (nach den Abbildungen zweifellos

identisch mit der Primärmembran) ein abweichendes mikrochemisches Verhalten zeigt.

Während aber hier die Umwandlung centripetal fortschreitet bis zur gänzlichen Auflösung der Zellen in eine formlose Masse ist beim Quebrachoholze eine weitere Veränderung der Membranen nicht zu constatiren und es bleibt demnach die Bedeutung der mit Chlorzinkjod sich bläuenden Primärmembran und die consecutive Lösung derselben fraglich.

Es erübrigt noch, die Gründe anzuführen, welche mich bestimmen, das Quebrachoholz, dessen Abstammung durchaus nicht sicher gestellt ist, einer Aspidosperma-Art zuzuschreiben. Die Bezeichnung Quebrahacho, die Axt zerbrechend, wird nach Griesebach (Veget. d. Erde II. pag. 620) für harte Hölzer im Allgemeinen, ohne Rücksicht ihrer Abstammung angewendet. Schlechtendal (Botan. Zeitg. XIX. pag. 137) hat die Früchte des Quebracho blanco untersucht und sie als Aspidosperma (Apocyneen) bestimmt. In jüngster Zeit berichtet Siewert (Tannings materials of South America in the Pharmac. Journ. and Transactions 1878 pag. 548) über Quebracho blanco, den er von Aspidosperma Quebracho ableitet. Endlich führt auch der Catalog der Pariser Weltausstellung 1878 als Stammpflanze des Qu. blanco Aspidosperma Quebracho an.

Ich kann nicht unerwähnt lassen, dass das in Rede stehende Holz mit den von mir untersuchten Apocyneenhölzern keine Uebereinstimmung zeigt. Doch sind auch diese (Tabernaemontana und Nerium [Beiträge zur vergl. Anatomie d. Hölzer in Denkschriften der Wiener Akademie XXXVI.]) wesentlich von einander verschieden.

II. Curtidor-Rinde (Fig. 3, 4 u. 5).

Diese aus Süd-Amerika stammende, vielleicht von einer Weinmannia-Art abzuleitende Rinde*) ist durch die eigenthümliche Form ihrer Bastfasern ausgezeichnet. Die rothbraune Rinde ist fast centi-

*) Curtidor bedeutet „Gerber". In dem von Ernst verfassten Catalog von Venezuela für die Wiener Ausstellung 1873 wird die Rinde von Weinmannia glabra L. abgeleitet.

meterdick, aussen von glattem, dünnen Kork bedeckt, innen grobstreifig. An den grobsplitterigen Bruchflächen sind schon mit unbewaffnetem Auge feine, spiessige, gelb glänzende Elemente zu unterscheiden, offenbar dieselben, denen der Querschnitt sein glänzend punktirtes Aussehen verdankt. Die Drogue besteht blos aus der von Borke bedeckten Innenrinde. Zwischen den fast immer zweireihigen Markstrahlen besteht der grösste Theil des Gewebes aus dünnwandigen verzogenen Parenchymzellen (hp Fig. 3 u. 4), die stellenweise durch eine fein granulirte Intercellularsubstanz (i) auseinander gerückt erscheinen, so dass bei schwacher Vergrösserung das Gewebe einen collenchymatischen Charakter zu haben scheint. Zwischen diesem Füllgewebe finden sich regellos zerstreut farblose Sclerenchymzellen von höchst unregelmässiger Gestalt und sehr verschiedener Grösse. Bei den meisten ist das Lumen ganz geschwunden, bei einigen ist es als enge Spalte noch erhalten und von dieser sieht man am Querschnitte eine dichte und ausserordentlich feine Streifung ausstrahlen (b Fig. 3). Auch bei den vollkommen verdickten Zellen und Zellentheilen ist das vormalige Lumen aus der Richtung der Streifung kenntlich. Die Bedeutung derselben ist nicht sofort klar, doch zeigen feine Längsschnitte (Fig. 4) unwiderleglich, dass es Porenkanäle sind; denn sie erscheinen im Durchschnitte als Punkte. Fig. 5 zeigt eine der barocken Gestalten (sie sind bis 3 Mm. lang) isolirt bei schwächerer Vergrösserung (Hartnack III/4) und man ist im Zweifel, ob man sie als Steinzellen oder als Bastfasern bezeichnen soll. Ihr Bau stellt sie unbedingt näher den ersteren, während ihr Vorkommen in der Innenrinde als einziges sclerenchymatisches Element auch das letztere gerechtfertigt erscheinen lässt. In jedem Falle beweisen sie, dass eine scharfe anatomische Grenze zwischen Steinzellen und Bastfasern nicht gesetzt werden kann.

Kalilauge färbt die Bastfasern intensiv citronengelb.

Chlorzinkjod lässt gerade diese Elemente farblos und färbt alle übrigen bernsteingelb.

Durch schwefelsaures Anilin werden die dünnwandigen Elemente anfangs intensiver gefärbt als das Sclerenchym, welches blass citronengelb erscheint und erst allmälig vom Reagens durchdrungen wird.

Eisenchlorid zeigt eine grosse Menge von Gerbstoff durch die

fast schwarze Färbung sämmtlicher Membranen mit Ausschluss der Bastfasern.

In Chromsäure kann man die Lösung der Intercellularsubstanz sehr gut verfolgen. Die Körner werden anfangs deutlicher, kommen in Molecularbewegung und verschwinden nach wenigen Minuten, während die Zellwände noch scharf conturirt erhalten bleiben.

Die Rinde enthält 24 pCt. Gerbstoff.

Wahrscheinlich ist diese neuerlich als Curtidor-Rinde und als Gerbmaterial eingeführte Drogue identisch mit der Chinarinde von Trujillo (vgl. A. Vogl, Beiträge zur Kenntniss der sog. falschen Chinarinden in der Festschrift der zool.-bot. Ges. in Wien 1876) sowie mit der als Cortex peruvianus und Huanuco-China und als Beimengung der Carthagena-China hier und da vorkommenden Verfälschung.

Figuren-Erklärung.

Tafel II.

Fig. 1. Querschnitt durch das weisse Quebrachoholz (Hartnack III./7).

Fig. 2. Isolirte Elemente.
g = Gefässe,
l, l = Libriform,
hp = Holzparenchym,
k = Krystallkammerfasern,
m = Markstrahl.

Fig. 3. Querschnitt durch die Curtidorrinde.

Fig. 4. Längsschnitt.
rp = Rindenparenchym,
b = Bastfasern,
i = Intercellularraum.

Fig. 5. Eine isolirte Bastfaser (III/4).

Beiträge zur Kenntniss der Luft- und Saftbewegung in der Pflanze.

(Mit Tafel III.)

Von

Dr. Franz R. v. Höhnel.

I. Ueber die angebliche offene Communication der Gefässe mit den Intercellularräumen.

Einer der auffallendsten Widersprüche, welche sich zwischen den Resultaten mikroskopisch-anatomischer und experimentell-physiologischer Forschung finden, ist der durch die auf Grund von physikalischen Versuchen behauptete offene Communication der Spaltöffnungen und der Rindenrisse mit dem Gefässinnern gegebene.

Während auf der einen Seite genau beschriebene Versuche die unzweifelhafte Existenz einer solchen Communication auf das Bestimmteste darzuthun schienen, ist es auf der anderen eine vollständig fest stehende anatomische Thatsache, dass eine solche Communication nicht existirt.

Bis vor etwas mehr als zwei Jahren war kein physiologisches Experiment bekannt, das einer solchen offenen Verbindung der Gefässe mit den Spaltöffnungen und Rindenrissen direkt und unzweifelhaft widersprach, obwohl nicht zu leugnen ist, dass einige von Böhm und Hartig gefundene Thatsachen sich kaum mit einer solchen offenen Communication vollständig befriedigend vereinigen liessen.

Da versuchte ich im Hochsommer 1876, von einem gewissen Gedankengange geleitet, Zweige verschiedener Pflanzen unter Quecksilber abzuschneiden und fand als glänzende Bestätigung meines

Ideenganges, dass sich die Gefässe schon im Momente des Abschneidens zum grossen Theile viele Centimeter weit mit Quecksilber erfüllten.

Diese Thatsache, welche ich schon damals und seither des öfteren nach vielfacher Richtung hin näher untersuchte, war nun ein unwiderleglicher Beweis dafür, dass die Luft, welche sich im Innern der Gefässe befindet, dieselben ganz oder theilweise erfüllend, wenigstens im Sommer eine nur sehr geringe Spannung besitzt.

Da nun ferner aus Versuchen von Unger zu entnehmen war, dass schon ein geringer Druck dazu hinreichte, um Luft aus den Intercellularräumen durch die Spaltöffnungen zu treiben, so musste, wenn die Spaltöffnungen durch Vermittelung der ersteren mit den Gefässen communicirten, auch diese durch die Stomata sehr leicht mit Luft von Atmosphärendruck versehen werden können, d. h. etwaige Druckunterschiede der Gefässluft gegenüber dem Atmotphärendrucke sofort ausgeglichen werden können.

Da nun meine Versuche das gerade Gegentheil davon in höchst auffallender Weise zeigten, so waren dieselben zugleich unwiderlegliche Beweise gegen die Communication der Gefässe und Spaltöffnungen. Mit dieser experimentellen Widerlegung der in Rede stehenden angeblichen Thatsachen könnte man nun die ganze Frage als abgethan betrachten, da es in der That keines weiteren Beweises für die Unrichtigkeit der früheren Annahme bedarf. Indessen knüpft sich an die bündige Widerleguug der früheren Experimente naturgemäss die Frage nach den Ursachen der unrichtigen Resultate derselben und hiemit eine mit verbesserten Methoden gemachte Wiederholung der früheren Versuche an. Ferner konnte es nicht entgehen, dass die in Rede stehenden Thatsachen in inniger Beziehung zu einigen Versuchen verschiedener Forscher stehen, die erst jetzt ihre völlige Erklärung und Erledigung finden können.

1. Ueber die angebliche Communication der Gefässe mit den Spaltöffnungen.

Der erste, welcher Luft in den Querschnitt eines Blattstieles einpresste und aus den Spaltöffnungen austreten sah, war, wie es scheint, Raffeneau Delille[1]). Er benutzte zu dem Versuche ein

1) Annales d. scienc. natur. 1841 XIV. 328.

Blatt von Nelumbium. Sechszehn Jahre später beschäftigte sich Unger[1]) mit seinem Schüler Leibgeb mit der Frage über das Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen, angeregt durch v. Mohl's klassische Arbeit über denselben Gegenstand[2]). Sie fanden hierbei, mit Raffeneau Delille's Versuchen unbekannt, dass beim Einpressen von Luft durch den Querschnitt von Allium-Cepa-Blättern und Iris-, Equisetum-, Hippuris- oder hohlen Compositen- und Umbelliferen-Stengeln, dieselbe aus den Spaltöffnungen austritt. „Kurz (sie zeigten), dass man auf eine ganz einfache Weise durch einen passend angebrachten Druck sich von der Wegsamkeit der luftführenden Räume und deren unmittelbaren Zusammenhang mit den Spaltöffnungen zu überzeugen im Stande ist.“ Unger spricht in der citirten Abhandlung meist nur von luftführenden Räumen und unterscheidet, wenigstens für den Leser, die Gefässe nicht scharf genug von den Intercellularräumen. Indessen findet sich nirgend eine Stelle, welche die Vermuthung rechtfertigte, dass Unger auch die Gefässe bei seinen Versuchen im Sinne hatte. Im Gegentheile davon spricht er nur von Intercellularräumen, wo er sich präciser ausdrückt. So z. B. p. 461 der citirten Abhandlung. Es scheint daher der genannte Autor nur die Intercellularräume, als deren Ausführungsgänge er die Spaltöffnungen bezeichnet, bei den Versuchen im Auge gehabt zu haben. Nicht nur, dass man schon beim Lesen der Abhandlung den Eindruck erhält, als wenn Unger die Gefässe geflissentlich aus dem Spiele gelassen hätte, geht auch aus der Art der Versuchsanstellung hervor, dass ihm die Gefässe gar nicht in Betracht kamen. Unger stellte seine Versuche so an, dass die Gefässe ganz ausgeschlossen waren. Er benutzte nämlich fast nur Pflanzen mit hohlen Stengeln und Blattstielen, wie aus dem oben Angeführten schon hervorgeht und steckte das abgeschnittene Ende derselben nicht in die Röhre, durch welche die Lufteinpressung geschah, sondern stülpte dasselbe über die Röhre, so dass die Luft nur in die innere Höhlung der Stengel oder Blattstiele gepresst wurde, während der Gewebecylinder des hohlen Organes durch die Bindeschnur stark zusammengequetscht wurde, wie dies alles die Fig. 34 in Sachs' Experimentalphysiologie

1) Beiträge z. Physiol. d. Pflanzen: VI. Oeffnen und Schliessen der Spaltöffnungen der Pflanzen. Sitzungsbericht. der Wiener Akademie 1857 XXV. p. 459.
2) Mohl, Botan. Ztg. 1856 p. 697f.

deutlich zeigt. Da nun Unger jedenfalls ganz gut wusste, dass die Gefässe nicht in die Markhöhle der Stengel und Blätter einmünden, er aber die Luft nur in diese presste, so ist klar, dass er die Gefässe für ganz ausser Frage kommend erachtete, und überhaupt nur an eine Communikation der Spaltöffnungen mit den Intercellularräumen dachte. Strenge genommen gehört daher Unger's Abhandlung gar nicht hierher.

Was in dem citirten Werke Sachs'[1]) über die direkte Communication der Gefässe mit den Spaltöffnungen gesagt wird, rührt daher ursprüglich nicht von Unger her, sondern ist eine Sachs eigenthümliche Lehre. Sie findet an zahlreichen Stellen einen deutlichen und offenkundigen Ausdruck. So heisst es z. B. p. 246: „Die Spaltöffnungen stehen nicht nur, wie das Mikroskop zeigt, mit den Intercellularräumen des Parenchyms in Verbindung, sondern sie communiciren durch diese auch, wie sich durch Versuche darthun lässt, mit den luftführenden Gefässen und Holzzellen." Nachdem ferner auf der nächstfolgenden Seite die Spaltöffnungen nochmals als die Communicationswege aller Hohlräume des Pflanzeninnern bezeichnet werden, werden p. 252 Versuche darüber mitgetheilt. Kohlensäure, die durch die Spaltöffnungen der Lamina eintritt, soll am Stielquerschnitte nur aus den Gefässen herauskommen, „denn[2]) nur aus diesen, nicht aber aus den Intercellularräumen" tritt sie aus. Lässt man die Kohlensäure den umgekehrten Weg nehmen, d. h. sie durch die Querschnittsfläche ein- und die Spaltöffnungen austreten, so kann sie angeblich nur[3]) durch die Gefässquerschnitte eintreten. Des Weiteren heisst es p. 254 (Mitte), dass auch beim Einblasen in die Lamina eines hinreichend kleinen Blattes, das in die Mundhöhle genommen wird, „die Luft dann unter dem Drucke der Backen aus der Mundhöhle in die Spaltöffnungen der Lamina tritt und indem sie durch die Intercellularräume in die Gefässe übertritt, sie aus denselben am eingetauchten Querschnitte als schneller Blasenstrom hervordringt."

Aus diesen angeführten Stellen geht hervor, dass Sachs bei

1) Experimentalphys. p. 246—257.
2) l. c. p. 253 oben.
3) l. c. p. 253 Mitte.

Abfassung des Werkes der Meinung war, dass die Luft am Querschnitte überhaupt nur aus den Gefässen austritt und nie aus den engeren Intercellularräumen.

Bei hohlen Organen konnte es aber nicht entgehen, dass die Luft aus dem Querschnitte des Hauptkanals austritt, was p. 253 (oben) auch ausdrücklich bemerkt ist. Da die Markhöhle der Stengel und Stiele ein durch Zerreissung entstandener Interzellularraum (rhexigener Int. de Bary, Anatomie p. 209), so steht dies, wenn man will, mit der Ansicht, dass die Luft nur aus den Gefässquerschnitten austritt, im Widerspruche. Allein nur wenn man will: denn Sachs wollte, indem er die Luft aus den Gefässquerschnitten austreten liess, weniger den Gegensatz von Gefässen und Intercellularräumen festhalten, als den von für Luft leicht und schwierig durchsetzbaren mikroskopischen Kanälen. Sachs dachte sich die Gefässe mit den Intercellularräumen direkt communiciren, und zugleich die Luft in ersteren viel leichter beweglich als in den engen Intercellularräumen und daher auch nur aus den Gefässquerschnitten austreten. Sind aber in dem dem Versuche unterzogenen Organe Markhöhlen oder sonstige weite Luftkanäle vorhanden, in welchen sich die Luft noch leichter als in den Gefässen bewegt, so muss sie selbstverständlich aus ihnen austreten. In diesem Sinne lassen sich daher die scheinbar absolut widersprechenden Angaben in Sachs' Experimentalphysiologie ganz gut unter einen plausiblen Gesichtspunkt vereinigen.

Die Ansicht von der direkten Communication der Gefässe mit den Spaltöffnungen konnte offenbar nicht durch genaue Beobachtung zu Stande kommen. In der That eignen sich die von Sachs angegebenen Versuchsmethoden nicht dazu, um eine sichere Entscheidung darüber zu treffen, wo die Luft aus einem gegebenen Querschnitte austritt. Wie Fig. 31 auf S. 253 zeigt, befindet sich die Querschnittsfläche des Blattstieles hinter zwei gekrümmten dicken Glaswänden, wo eine genaue, womöglich mikroskopische Beobachtung nicht möglich ist. Dazu kommt noch, dass Sachs Kohlensäure durchleitet, welche das Kalkwasser, durch welches hindurch die Beobachtung stattfinden soll, alsbald trüben muss und so den Stielquerschnitt der Beobachtung rasch gänzlich entzieht.

Da es mir bei meinen Versuchen, welche die Frage zu ent-

scheiden hatten, wo beim Einblasen von Luft in die Spaltöffnungen dieselbe am Stiel- oder Stammquerschnitt hervorquillt, vornehmlich auf die Ermöglichung einer genauen, wenn thunlich mikroskopischen Beobachtung der Querschnittsfläche ankam, so musste ich den hierzu zu verwendenden Apparat entsprechend einrichten. Ich benutzte, wie Fig. 1 zeigt, eine cylindrische Flasche, mit einem seitlichen Tubulus, durch welchen eine oben in einen Trichter ausgehende Röhre luftdicht eingeführt wurde. Durch den weiten Hals der Flasche wurden die verwendeten Pflanzen so eingeführt, dass die scharfe mit dem Rasirmesser hergestellte Querschnittsfläche nach oben schaute und hierbei möglichst wagrecht stand. Die Gipfel der Zweige ragten nur in den oberen Theil der Flasche, da der untere zur Aufnahme der zum Comprimiren der Luft in derselben dienenden Flüssigkeit — meist Wasser — bestimmt war. Da sich der Tubulus noch im im Bereiche der Blätter befand, so wurde, um diese vor der Benetzung der Druckflüssigkeit zu schützen, an das innere Ende der mehrfach rechtwinkelig gebogenen Trichterröhre ein dünner Kautschuckschlauch befestigt, der fast bis an den Grund der Flasche reichte. Nachdem die Versuchspflanzen im Halse dieser durch Vermittlung eines halbirten Korkes und einer passenden Verschmierung luftdicht befestigt worden waren, wurde über den Hals der Flasche ein kurzes weites konisches Rohr gesteckt und mit Hülfe eines Kautschukringes befestigt. Dadurch wurde ein kleines, leicht abnehmbares Gefäss hergestellt, das bis über die Querschnittsfläche mit Wasser gefüllt, die Beobachtung der aus derselben austretenden Luft gestattete. Wurde nun die Druckflüssigkeit (Wasser oder Quecksilber) in den Trichter gegossen, so drang dieselbe durch die Trichterröhre in die Flasche und erfüllte den unteren Theil derselben, so die die Versuchspflanzen umgebende Luft comprimirend. Ein Theil der comprimirten Luft bahnte sich nun durch die Spaltöffnungen und die Pflanze den Weg ins Freie und konnte deren Austreten an der oberen Schnittfläche beobachtet werden. Die Beobachtung selbst wurde bei einer 20—40maligen Vergrösserung mit Hülfe eines an einem passend aufgestelltem Stative angebrachten Mikroskopes gemacht, das gestattete, Intercellularräume, Zellen und Gefässe leicht von einander zu unterscheiden, und so die Lösung der gestellten Frage zu ermöglichen.

Es wurden zu den Versuchen nur ganz frische und unverletzte Pflanzen und Zweiggipfel verwendet.

Ich gehe nun zur Beschreibung einzelner Versuche über:

1. Ein grosses blühendes Exemplar von Corydalis cava liess schon bei einem Drucke von wenigen Centim. Quecksilber Luft aus dem Querschnitte in grossen Blasen hervortreten, Dieselbe kam überhaupt nur aus den Intercellularräumen des Parenchyms, sowohl der Rinde, als auch des Markes, aus der Mitte dieses und einer Stelle der Rinde in grossen, continuirlichen Blasenströmen. An zahlreichen Stellen des Parenchyms zeigten sich kleine Luftbläschen, welche sich allmälig ablösten. Nach einiger Einwirkung eines Quecksilberdruckes von 3—4 Centim. zeigte sich das ganze Parenchym mit feinen Luftbläschen bedeckt, während sich solche an den Gefässen nur hier und da zeigten, ohne dass sie sich aber ablösten.

2. Ein frisches Blatt von Heracleum Spondylium liess erst bei einem Druck von 8,5 cm. Quecksilber Luft durch den Stiel-Querschnitt treten. Dieselbe kam nur aus den Intercellularräumen der Rinde und den beiden grossen markständigen Luftgängen heraus. Während sich der Querschnitt durch das Parenchym alsbald ganz mit feinen Bläschen bedeckte, blieben die Gefässbündeldurchschnitte vollständig frei davon und kam aus den Gefässen nicht ein Bläschen hervor.

3. Bei einem blühenden Exemplare von Anemone ranunculoides trat bei 8 cm. Quecksilberdruck Luft überhaupt nur aus der markständigen Lufthöhlung heraus. Das ganze Parenchym bedeckte sich nach und nach mit kleinen Bläschen, von welchen sich einzelne ablösten, während aus den Gefässen gar keine herauskam.

Hier sei im Allgemeinen bezüglich des vornehmlichen Austretens von Luft aus grösseren rhexigenen Intercellularräumen bemerkt, dass dasselbe eine einfache und natürliche physikalische Erklärung zulässt. In die grossen makroskopischen Lufträume münden sehr zahlreiche kleine mikroskopische ein. Während nun jene mikroskopischen Intercellularräume, welche unmittelbar vom Schnitte getroffen

werden, als capillare Röhrchen durch in sie eindringendes Wasser verstopft werden, sind die innen in den Luftkanal austretenden von dieser Verstopfung, die bei Anemone einem Quecksilberdrucke von 6—7 cm. entspricht, frei. Es müssen sich daher die inneren mikroskopischen Intercellularräume gerade so verhalten, als wenn auf sie ein um 6—8 cm. Quecksilber höherer Druck einwirken würde, und sie müssen daher auch bedeutend mehr Luft austreten lassen, welche in den Luftkanal gelangt und durch diesen in's Freie.

4. Bei Aegopodium Podagraria besitzt der Blattstiel keine Markhöhle. Die Luft tritt am Querschnitte erst bei einem Drucke von 20—40 cm. Hg. heraus und zwar zunächst aus grossen Intercellarräumen, die sich unmittelbar unter der Epidermis befinden. Aus dem Marke, das nur sehr kleine Intercellularräume enthält, kommt keine Luft. Nach einiger Zeit setzen sich aber auch an den Gefässquerschnitten kleine Bläschen an, die sich allmälig vergrössern und hier und da einzeln ablösen, während aus den rindenständigen Intercellularräumen die Luft in grossen continuirlichen Blasenströmen austritt, welche eine mindestens 50—60fache Luftmenge, gegenüber der aus den Gefässen kommenden, darstellt.

Da die Pflanzen Anfangs April aus dem Freien, wo sie in Luft abgeschnitten wurden, in das warme Zimmer gebracht und untersucht wurden, so kann das Austreten einer geringen Luftmenge aus den Gefässen nicht befremden. Die in die Gefässe eingetretene kalte Luft musste im warmen Zimmer zum Theil wieder austreten. Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht auch die Art und das spätere Beginnen des Luftaustrittes aus den Gefässen.

Ausserdem liegt aber auch die Möglichkeit vor, dass ein wenig Luft in die Gefässe durch Diffusion eintrat.

5. Das Blatt von Allium ursinum besitzt einen halbrunden Stiel, dessen Querschnitt einen die beiden Kanten verbindenden Bogen von Gefässbündeln aufweist. Schon bei einem Drucke von 1 cm. Quecksilber dringt aus den grossen Zwischenzellräumen des Parenchyms reichlich Luft hervor,

und bei etwas grösserem Drucke so massenhaft, dass jede genauere Beobachtung unmöglich wird. Man kann sich jedoch dadurch, dass man das Parenchym von den Gefässbündeln durch Längsschnitte wegpräparirt, leicht davon überzeugen, dass selbst bei einem Drucke von 12—15 cm. aus den Gefässquerschnitten gar keine Luft austritt. Erst nach längerer Einwirkung dieses Druckes bedeckten sie sich mit kleinen Bläschen, die sie jedoch nicht ablösten.

6. Aus dem Blattstielquerschnitt von Adoxa Moschatellina trat bei einem Drucke von 8 cm. Qu. Luft sehr reichlich aus dem Parenchym heraus. Selbst bei 20 cm. Druck kam aus den Gefässen gar keine Luft, während zu gleicher Zeit das Parenchym Luft mit grosser Vehemenz austreten liess.

7. Ein Blütenstiel mit 5 Blüthen von Primula elatior liess aus dem Querschnitte Luft erst bei einem Drucke von 10—12 cm. austreten. Aus den Gefässen kam selbst bei 30 cm. Qu. Druck keine Luft, während sie sehr reichlich aus dem äusseren Rindenparenchym, weniger aus der Markhöhle hervorkam. Die Gefässquerschnitte zeigten nicht einmal Bläschenansätze.

8. Ein blühender Stengel von Capsella bursa pastoris verhielt sich ganz ähnlich. Bei 15—30 cm. Qu. Druck kam Luft nur aus den Zwischenzellräumen des Markes und besonders der äusseren Rinde. Gar nicht aus den Gefässen.

9. Ein Zweig von Prunus Padus, kurz vor der Blüthe, liess bei einem Drucke von 10 cm. Qu. nur aus der äusseren Rinde Luft austreten. Bei 20 cm. Druck kam indessen auch aus dem inneren, und später auch aus dem äusseren Holze Luft: Aber etwa nur in circa 10mal geringerer Quantität als aus der Rinde und nicht in continuirlichen Strömen, sondern nur in einzelnen Bläschen.

10. Thuja occidentalis (kleiner Zweig) zeigte selbst bei einem Drucke von 30 cm., dass Luft nur aus der äusseren primären Rinde herauskam. Aus dem Holze und selbst der Markkrone kam auch nicht ein Bläschen.

Aus allen diesen Versuchen geht mit Evidenz hervor, dass auch die direkte Beobachtung lehrt, dass eine offene Communication der Gefässe mit den Spaltöffnungen nicht existirt, ganz in Uebereinstimmung mit den über die Druckverhältnisse der Gefässluft bekannten Thatsachen.

Wo auch aus den Gefässen Luft austrat, und dies geschah in den wenigsten Fällen, war die Menge derselben, gegenüber den den Interzellularräumen entströmenden Quantitäten eine so geringe, dass, bei der Leichtigkeit, mit welcher sich die Luft in den Gefässen bewegt, in der Erwärmung der Pflanze beim Versuche und vielleicht auch in einer schwachen Diffusion, bei dem erhöhten Drucke, der zur Vollführung der Versuche angewendet werden musste, eine genügende Erklärung dafür gefunden werden kann. Abgesehen, dass unter den angewendeten Verhältnissen, das in's Spieltreten von Diffusionswirkungen schon an und für sich wahrscheinlich ist, wird dasselbe dadurch noch plausibler, dass ein merkliches Austreten von Luft aus den Gefässquerschnitten nur in solchen Fällen eintrat, wo die Intercellularräume so klein sind, dass ein Druck von 20—40 cm. Qu. nothwendig war, um Luft durchzupressen (Aegopodium Podagraria, Prunus Padus). War nur ein geringer Quecksilberdruck nöthig, so trat aus den Gefässen keine Luft aus.

Einen thatsächlichen Beweis für die Diffussion von Luft aus den Intercellularräumen in die Gefässlumina hinein, in merklichen Quantitäten, werde ich weiter unten liefern.

2. Ueber die angebliche offene Communication der Gefässe mit den Lenticellen.

Eine andere Frage, welche mit der soeben gelösten in inniger Beziehung steht, ist die bezüglich der angeblichen offenen Communication der sogenannten Rindenspalten mit den Gefässen des Holzes. Die diesbezüglichen Angaben scheinen in den letzten Jahrzehnten wenig nachgeprüft worden zu sein, da sich Sachs (l. c. p. 252) direkt auf Hales bezieht. Nach den Angaben von Sachs machte Hales seine Versuche in der Art, dass er ein abgeschnittenes Zweigstück durch den Hals einer tubulirten Glocke, welche auf dem Teller einer Luftpumpe stand, in ein Gefäss mit Wasser ragen liess, während

etwa die obere Hälfte des Zweigstückes sich ausserhalb der Glocke befand. Der obere freie Querschnitt wurde luftdicht verbunden, während der untere in Wasser tauchte. Bei der Evacuation des Recipienten trat nun unten ein Luftstrom aus, der Tage lang andauerte. Wie nun Hales angiebt und Sachs bestätigt, tritt die offenbar oben durch die Rinde der freien Hälfte des Zweigstückes einströmende Luft unten „durch die Oeffnungen des Holzquerschnittes" aus, während aus dem unteren Rindenquerschnitte gar keine Luft kommt. Sachs sagt nun: „es zeigt dies, dass die feinen Rindenspalten nicht nur mit den Intercellularräumen der Rinde, sondern auch mit dem Holze communiciren, und dass letzteres für Luft wegsamer ist, als jene."

Es soll daher die durch die „Rindenspalten"[1]) eintretende Luft durch die Gefässe austreten.

Wie man nun zunächst aus der Art der Versuchsanstellung ersieht, ist auch hier eine genaue Betrachtung der unteren Schnittfläche, die sich hinter 2 gekrümmten Glaswänden, die sich alsbald beschlagen, in Wasser befindet, nicht möglich. Ich musste daher auch bei Wiederholung dieser Versuche meinen eigenen Weg einschlagen.

Der eben berührte Punkt ist aber von geringerem Interesse, da, wie ich bestätigen kann, bei der Art der Versuchsanstellung, wie sie aus der Fig. 30 in Sachs' Experimentalphysiologie ersichtlich ist, in der That die Luft nur aus dem Holze austritt.

Hingegen ist der Umstand, dass das in Rede stehende Hales'sche Experiment gerade das Entgegengesetzte dessen darthut, was man damit bis zum heutigen Tage zu beweisen glaubte, von höherem Interesse. In der

---

1) Anmerkungsweise sei zunächst bemerkt, dass in der Rinde „Rindenspalten" im Hales'schen Sinne nicht existiren. Es giebt nur zweierlei Oeffnungen, durch welche die Lufträume der Rinde mit der Atmosphäre in Verbindung stehen; so lange die Epidermis erhalten ist, die Spaltöffnungen und die Lenticellen und nach dem Absterben der Epidermis, letztere allein. Hales dachte sich offenbar, dass die Risse und Spalten der Borke Wege in das Innere der Rinde darstellen; dies ist jedoch, wie Mohl gezeigt hat, nicht der Fall, da jede Spalte innen durch eine luftdichte Korklage abgeschlossen wird.

Es kann daher heute nicht wohl von einer Communication der Rindenspalten, sondern nur der Lenticellen und Spaltöffnungen der Rinde mit den inneren Lufträumen die Rede sein.

That ist dasselbe der schönste und eleganteste experimentelle Beweis dafür, dass die Gefässe mit den Lenticellen nicht direct communiciren. Beweis:

Die Luft, die durch den ausserhalb des Recipienten befindlichen Theil der Rinde in diese eintritt, kann im Recipienten nicht unter Wasser austreten, sondern muss an jenem Theil der Rinde (im Recipienten) austreten, der sich über dem Wasser befindet: denn der im Wasser befindliche Querschnitt der Rinde steht offenbar unter einem um die Höhe der darüber lagernden Wassersäule höheren Druck, als der ausserhalb desselben befindliche Theil. Da nun die Luft im Recipienten dort aus der Rinde entweichen muss, wo der geringste Druck herrscht, so kann sie nicht unter Wasser entweichen. Daher kommt beim Hales'schen Experimente aus der Rinde (scheinbar) keine Luft, da man das reichliche Austreten dieser durch die in Luft befindlichen Lenticellen über dem Wasser nicht sehen kann. Diesen Umstand hat man bisher übersehen. Würden nun die Gefässe mit den Rindenintercellularräumen in offener Verbindung stehen, so könnte auch aus den unter Wasser befindlichen Gefässquerschnitten keine Luft entweichen, da sie dann aus den Gefässen durch die Lenticellen über dem Wasser austreten müsste: Mit einem Worte, würden die Gefässe mit den Lenticellen in Verbindung stehen, so müsste sich der Holzquerschnitt ebenso wie der Rindenquerschnitt verhalten. Dies ist aber nicht der Fall. Während aus diesem keine Luft austritt, zeigt der Holzquerschnitt ein reichliches Ausströmen derselben. Ergo communiciren die Gefässe nicht mit den Lenticellen, und war die aus ihnen austretende Luft bereits in ihnen verhanden, oder gelangte langsam und allmälig durch Diffusion unter Druck in sie hinein.

Man hatte bisher einfach übersehen, dass nur ein Theil des Zweigstückes in das Wasser taucht. Bei meinen Versuchen, die ich mit einem eigenen, unten zu beschreibenden Apparate ausgeführt habe, stand das ganze im Recipienten befindliche Zweigstück in Wasser, und sind dem entsprechend die Evacuirungsresultate ganz abweichende.

Mit der Statik der Gase und Flüssigkeiten weniger vertraute Leser können sich leicht durch folgende einfache Ueberlegungen von der Richtigkeit des soeben Auseinandergesetzten überzeugen.

Denkt man sich eine oben geschlossene Glasröhre ganz in derselben Weise, wie dies die citirte Figur für den Zweig zeigt, im Tubulus des Recipienten angebracht, so wird beim Evacuiren aus derselben offenbar Luft an dem in Wasser getauchten offenen Ende austreten müssen. Denkt man sich aber nun an dieser Röhre an dem äusseren und inneren Theile je eine seitliche Oeffnung so angebracht, dass die innerhalb des Recipienten gemachte noch über dem Wasserspiegel zu stehen kommt, so muss beim Evacuiren offenbar Luft durch die äussere der seitlichen Oeffnungen eintreten und durch die seitliche innere austreten; sie wird nicht aber durch die untere Querschnittsöffnung der Röhre entweichen, weil diese ja, so weit sie in Wasser taucht, mit einer Wassersäule gefüllt ist, die einen ihrer Höhe entsprechenden Druck nach oben ausübt, der von der Luft überwunden werden muss, bevor sie unten austreten kann. Dieser Gegendruck fehlt aber an der inneren seitlichen Oeffnung, weshalb durch sie der Austritt der eingepumpten Luft geschieht.

Die Gefässe verhalten sich nun beim Hales'schen Experimente gerade so wie die einfache, oben geschlossene Glasröhre, d. h. sie lassen unten unter Wasser Luft austreten. Sie sind also geschlossene Röhren und communiciren seitlich nach aussen nicht.

Die Rindenintercellularräume verhalten sich wie die Röhre mit den seitlichen Oeffnungen (sie lassen unter Wasser keine Luft austreten) und communiciren daher mit der Aussenluft.

Ein einfacher, leicht herzustellender Apparat demonstrirt den ganzen Sachverhalt in augenfälliger Weise. Wie Fig. 3 zeigt, besteht derselbe aus einem cylindrischen Präparatenglase, das oben mit einem eine doppelte Bohrung zeigenden Korke luftdicht verschlossen und einige Centim. hoch mit Wasser gefüllt ist. Die eine Bohrung nimmt eine kurze Glasröhre auf, die einen etwa 30 cm. langen Schlauch trägt, dessen anderes Ende ein Mundstück besitzt. Die andere weitere Bohrung nimmt nun, je nachdem man entweder das thatsächliche Verhältniss der Gefässe zu den Intercellularräumen demonstriren will, oder das Verhalten derselben, unter der Annahme einer direkten Communication beider, eine verschieden zusammengesetzte Röhre auf.

1. Im ersten Falle (wie Fig. 3 zeigt) eine Bleiröhre, die mit dem unteren Ende ein wenig in das Wasser ragt und einige Centim

weit über den Kork hinausragt. An diesem freien Ende besitzt dieselbe eine (oder mehrere) seitliche Oeffnungen von 1—2 mm. Durchmesser, am inneren Theile aber eine grössere Anzahl von 3—4 mm. breiten seitlichen Oeffnungen. Die so beschaffene Bleiröhre nimmt eine unten offene, oben durch eine leicht abnehmbare Kautschuckkappe geschlossene Glasröhre auf, die beiderseits nur wenig über die Bleiröhre vorragt, und oben durch Zusammenkneipen dieser festgehalten wird, wodurch daselbst zugleich der Verschluss der Bleiröhre bewirkt wird.

2. Im zweiten Falle steckt in der ebenso beschaffenen Bleiröhre eine zweite dünnere gleichlange Röhre aus demselben Metalle, die in beliebiger Vertheilung zahlreiche seitliche Oeffnungen besitzt. Beide Röhren werden durch Zusammenquetschen am oberen Ende verschlossen und mit einander unbeweglich verbunden (siehe Fig. 4).

Saugt man nun an dem Mundstücke, so sieht man, wie im ersten Falle die Luft nur aus der geschlossenen Glasröhre unter Wasser austritt. Im Zwischenraume beider Röhren hat aber die Luftströmung den in Fig. 3 angedeuteten Verlauf. Nach jedesmaligem Saugen ist es nöthig, die Kautschuckkappe etwar zu lüften, da sich die Glasröhre nach dem Heraussaugen der Luft theilweise mit Wasser erfüllt und die Lungenkraft nicht hinreicht, den Luftrest in der Röhre genügend (d. i. bis zum Wiederaustritte unten) auszudehnen.

Im zweiten Falle nimmt die Luftströmung den in Fig. 4 durch Pfeile angedeuteten Verlauf und es tritt unter Wasser gar keine Luft aus.

Es ist bei dem ersten Versuch nöthig, die äusseren seitlichen Oeffnungen der Bleiröhre klein zu machen und die inneren grösser nnd in grösserer Anzahl. Das erste deshalb, weil es sonst nicht möglich ist, mit der Kraft der Lunge einen genügend grossen negativen Druck im Glase zu erzeugen, um hierdurch die Luft in der Glasröhre genügend auszudehnen, was nöthig ist, um den Austritt derselben am unteren Ende der Glasröhre zu bewirken. Das zweite deshalb, weil sonst die Ausströmungsgeschwindigkeit der Luft aus den inneren seitlichen Oeffnungen beim raschen Saugen sehr gross wird, und mithin auch der Reibungswiderstand derselben eine merkliche Grösse erreicht. In Folge dessen hat die Luft in der Bleiröhre eine grössere Tension, als die im Glase und zwar eine um die Grösse

des Reibungswiderstandes (ausgedrückt in Centimetern-Druck) stärkere (Spannung). Sobald daher der Reibungswiderstand der eingesaugten Luft beim Einströmen aus den seitlichen Oeffnungen in das Glas, die Grösse der auf der unteren Oeffnung des Bleirohres lastenden Wassersäule (plus der Grösse der Capillarität in dem Zwischenraume beider Röhren) erreicht hat, dringt die Luft aus dem unteren Ende mit derselben Leichtigkeit durch das Wasser heraus, wie aus den seitlichen Oeffnungen, die sich in Luft befinden. Und es kann geschehen, dass sie in Folge zu enger seitlicher Oeffnungen und starken Saugens unten leichter als seitlich austritt. Die Erfahrung lehrte mich, dass dies ganz leicht, bei Nichtbeachtung des soeben Gesagten eintritt, zum Beweise, dass der Reibungswiderstand ausströmender Gase ziemlich gross ist.

Man könnte nun der Meinung sein, dass, wenn sich alles, wie angegeben verhält, so muss, da die Lenticellen nur sehr enge Oeffnungen und daher auch sehr grosse Reibungswiderstände repräsentiren, der beim Experimente mit Röhren leicht eintretende Fall um so leichter vorkommen, während es sich gerade umgekehrt verhält.

Die Antwort hierauf liegt darin, dass sich der im Wasser tauchende Rindenquerschnitt sehr bald mit injicirt, da seine Lufträume Capillarröhrchen darstellen. Daher ist der Widerstand im unteren Querschnitte unverhältnissmässig, fast um das 100fache grösser als beim künstlichen Versuche, wo derselbe etwa 2—4 cm. Wasser beträgt, während er am Rindenquerschnitt mindestens 8—12 cm. Quecksilber ausmacht.

Dieses ist ein Grund mehr, warum bei Hales' Experiment aus der Rinde keine Luft kommt.

3. Ueber die Diffusion der Luft in die Gefässe.

Nachdem sich nach dem Gesagten der Widerspruch des Hales'schen Experimentes unerwarteter Weise in eine glänzende Bestätigung der anderweitig bewiesenen allseitigen Geschlossenheit der Gefässe aufgelöst hat, erscheint nunmehr die in Rede stehende Frage absolvirt.

Das nun Nachfolgende hat daher weniger den Zweck, weitere

bestätigende Thatsachen bezüglich des Mangels irgend welcher Communication der Gefässe mit anderen Räumen beizubringen, als den, das — bisher noch ungeprüfte — Verhalten von Zweigstücken unter der Luftpumpe bei vollständiger Ausschliessung der Luft von der im Recipienten befindlichen Zweigoberfläche, zu untersuchen, sowie Versuche darzustellen, Luft durch die Zweigoberfläche einzupressen.

Was zunächst den ersteren Punkt betrifft, so musste ich bei der Construction des zu benutzenden Apparates zwei Anforderungen an denselben besonders im Auge behalten. Derselbe musste eine mikroskopische Beobachtung der Schnittfläche, an welcher die Luft austritt, zulassen und so construirt sein, dass das ganze im Recipienten befindliche Stück des Zweiges unter Wasser stand.

Diesen Bedingungen genügte nun nachfolgend beschriebener Apparat vollkommen.

Ich benutzte einen dickwandigen 15 cm. hohen und 5 cm. weiten Cylinder, der an beiden Enden offen und abgeschliffen war und nahe dem einen einen Tubulus besass. Durch diesen wurde, wie Fig. 2 zeigt, das zu untersuchende Zweigstück luftdicht eingefügt und so weit horizontal eingeschoben, dass die innere, möglichst glatte Schnittfläche nur wenige Millimeter von der gegenüberliegenden Glaswand zu stehen kam. Ersterer gerade gegenüber klebte ich aussen an den Cylinder ein Deckglas mit Canadabalsam an; dasselbe ruhte auf vier aus Kitt hergestellte Leisten und kam mit dem Cylinder in einer Längslinie beinahe zur Berührung.

Da der Brechungsindex des Canadabalsams von dem des Glases nur wenig abweicht, so wurde durch das so befestigte Deckglas, die bildverzerrende Wirkung der krummen Cylinderfläche fast aufgehoben, und konnte nun der Querschnitt ganz gut bei 20—40facher Vergrösserung mit Hülfe eines entsprechend situirten Mikroskop-Tubulus betrachtet werden. Will man noch weiter gehen, so kann man auch auf der Innenseite, gegenüber dem Deckglase, ein viereckiges Glasstück mit Canadabalsam ankleben und so noch bessere Bilder erhalten: doch ist dies, wie ich mich überzeugt habe, gar nicht nöthig, wenn man nur den Zweigquerschnitt gehörig nahe bringt. Der Glascylinder war nun durch eine Korkscheibe, die gehörig dicht eingekittet wurde und von einer dünnen Glasröhre, die excentrisch angebracht wurde, durchsetzt war, in zwei Abtheilungen zerlegt, deren

obere kleinere zur Aufnahme des Wassers, in welches die innere Schnittfläche tauchen musste, bestimmt war. Die Glasröhre, deren oberes Ende bis fast bis an die zum Verschlusse dienliche Glasplatte reichte, war daselbst etwas ausgezogen. Ueber den Tubulus konnte, wenn es sich darum handelte, das freie Ende des Zweiges unter Wasser zu setzen, eine weite, am Ende etwas aufwärts gebogene Röhre gestülpt, und durch einen weiten Kautschuckring befestigt werden.

Der so vorgerichtete Apparat konnte nun als Recipient auf den Teller der Luftpumpe gesetzt werden, dessen Oeffnung, zweckmässig einen gutpassenden, von einer ausgezogenen Röhre durchsetzten Kork aufnahm, um dem Eintreten von Wasser in die Pumpe, das bei heftigem Luftaustritte aus der Pflanze wohl möglich ist, vorzubeugen.

Ich gehe nun zur Besprechung der einzelnen Versuche über:

Erster Versuch: *Prunus Padus*.

Ein 15 cm. langes und 1 cm. dickes unverletztes Zweigstück wurde in den beschriebenen Apparat (Fig. 2) so eingefügt, dass sich ein etwa 8 cm. langes Stück desselben ausserhalb des Recipienten befand. Der äussere freie Querschnitt war nach Abtrocknung über der Spiritusflamme gut versiegelt und durch nachträgliches Eintauchen in eine geschmolzene aus Wachs oder Ceresin und Colophonium bestehende Masse dicht verklebt worden. Nach Abschliessung des Apparates durch die Glasplatte wurde ein negativer Druck von 70 cm. Qu.[1]) erzeugt. Da zeigte sich nun, dass Luft aus Rinde und Holz in grossen Quantitäten austrat: der Grösse der Luftblasen aber nach zu schliessen aus der Rinde mehr als aus dem Holze. In Folge des nun länger fortdauernden Luftaustrittes senkte sich nun der negative Druck auf 50 cm., wo keine Luft weder aus Rinde noch aus Holz mehr herauskam. Wurde nun wieder gepumpt (auf 67 cm. neg. Dr.), so trat wieder überall Luft aus (aus den Gefässen und der Rinde), aber hörte auf, als der neg. Druck sich bis auf 51 cm. gesenkt hatte. Wurde nun auf diese Weise fortgefahren, d. h. des öfteren bis auf 70 cm. gepumpt und jedesmal

1) Das heisst, es wurde der Luftdruck im Recipienten auf 76 — 70 = 6 cm. Qu. herabgemindert.

so lange stehen gelassen, bis keine Luft mehr aus der Schnittfläche austrat, so zeigte sich, dass der negat. Druck, welcher nöthig war, um dem Zweige Luft zu entziehen, immer mehr und mehr stieg bis auf 67 cm. Qu. Nachdem dieses Stadium erreicht war, konnte man beliebig oft nachpumpen, immer hörte das Luftaustreten aus dem Querschnitte bei dem negativen Drucke von etwa 67 cm. auf. Bei jedem Drucke im Recipienten aber, der geringer als 76 — 67 = 9 cm. war, trat aus Holz und Rinde immer wieder Luft aus, nach beliebig oftmaligem Wiederholen der Pumpoperation.

Dieses eigenthümliche Verhalten kann man selbstverständlich nur mit einem kleinen Recipienten erkennen, wo der Druck in Folge des Luftaustrittes aus dem Zweige rasch steigt. Ist der Recipient aber genügend gross, so dass selbst ein starker Luftaustritt aus dem Zweige nur einen geringen Einfluss auf die Druckverhältnisse in seinem Inneren ausübt, so muss selbstverständlich, selbst bei geringerem Drucken, als von 67 cm. ein tagelanges continuirliches Austreten aus Holz und Rinde stattfinden: denn das oben Gesagte lehrt, dass selbst nach wiederholter Injektion des Zweiges mit Wasser (bei dem Steigen des Druckes!) der Zweig bei Drucken unter 9 cm. noch immer Luft aus Holz und Rinde austreten lässt.

Es fragt sich nun, woher die oben besprochene Erscheinung kommt. Selbstverständlich kann die Ursache davon nur eine einfache physikalische sein.

Ich gehe bei der Erklärung gleich von dem thatsächlich vorhandenen Verhalten der Gefässe aus, und muss deshalb diese und die Rinde gesondert betrachten.

Wenn der Versuch mit dem Zweigstücke beginnt, so haben die Gefässe schon lange Zeit gehabt, so viel Luft am Querschnitte aufzunehmen, dass die Spannung ihres Gasinhaltes gleich der der Atmosphäre ist. Der Evacuation ausgesetzt, muss es offenbar bei einem 15 cm. langen Zweigstücke, das nur von einer Schnittfläche aus evacuirt wird, lange dauern bis alle Luft ausgetreten ist. Jeder, der ein ganz kleines Zweigstück, das ganz im Wasser untergetaucht liegt, ganz zu injiciren versucht hat, weiss, dass selbst nach tagelangem Stehen in der Luftpumpe demselben jeder neue Kolbenzug neue Luftbläschen entlockt. Schon dieser Umstand — die Schwierigkeit den Ge-fässen alle Luft zu entziehen — ist genügend zur Erk

aus denselben so lange Luft austritt. Ein zweiter Grund für dieses Verhalten der Gefässe, liegt darin, dass die unter der Luftpumpe aus dem Holze austretenden Luftmengen scheinbar viel grösser sind, als dies thatsächlich der Fall ist: Weil sich die Luft dem negativen Drucke, der im Recipienten herrscht, entsprechend beim Austritt aus dem Zweige ausdehnt. Es kann ganz gut — augenscheinlich — aus dem Zweige eine mehrfach grössere, als die offenbar mögliche Luftmenge austreten, weil z. B. 3 Cbcm. Luft vom Atmosphärendrucke, bei einem Drucke von 6 cm. in dem Recipienten ein Volumen von $76 \times 3 : 6 = 38$ Cbcm. einnehmen. Diese sind 38,000 Cbmm., die etwa 100,000 Bläschen entsprechen, welche, wenn jede Sekunde eines austritt, mehr als einen Tag (86,400 Sekunden) brauchen, um sämmtliche auszutreten. Anfänglich treten freilich mehrere, ja viele in einer Sekunde aus, doch dieses dauert nicht lange und bald tritt das Stadium ein, wo sie nur spärlich entströmen und neue Kolbenzüge dazu gehören, um lebhaftere Ströme hervorzulocken.

Ich erwähne dieses Alles, um klar zu machen, dass das scheinbar so massenhafte Austreten von Luft aus den Gefässen bei Evacuationsversuchen, das meine Vorgänger in der Untersuchung dieser Fragen zur Annahme einer direkten Communication der Gefässe nach aussen verleitet hatte, durchaus keinen Anhaltspunkt für die Beurtheilung des Verhältnisses der Gefässe zu den Intercellularräumen bieten kann, und ferner, um plausibel zu machen, dass eine stärkere Diffusion von Aussenluft in das Gefässinnere hinein selbst bei ziemlich hohem Aussendrucke nicht stattfindet.

Es erscheint daher dem Gesagten zu Folge die Vorstellung des Gefässes als einer allseitig geschlossenen Röhre, durch deren Wandung Luft erst unter einem hohen Aussendrucke in grösseren Mengen zu diffundiren vermag, vollkommen gerechtfertigt.

Wir werden hier sofort an die Forderungen erinnert, welche durch die über den negativen Druck der Gefässluft bekannten Thatsachen an die Diffusionsfähigkeit der Gefässwandungen für Luft gestellt werden. Wie wäre es in der That möglich, dass in den Gefässen die Luft wenigstens durch viele Stunden hindurch eine so geringe Spannung zeigt, wenn die Gefässwandungen für Luft selbst unter einer Diffusion sehr günstigen Druckverhältnissen stark diffundibel wären.

Die Richtigkeit dieser Annahme nun vorausgesetzt, müssen sich

die Gefässe zunächst wenigstens bei geringeren negativen Drucken im Evacuationsapparate wie am äusseren Ende geschlossene, ganz oder theilweise lufterfüllte Glasröhren verhalten. Wenn man aber eine mit Luft erfüllte, an einem Ende offene und in Wasser tauchende, am anderen geschlossene Glasröhre evacuirt, so tritt zunächst schon beim ersten Kolbenzuge Luft aus. Steigt nun im Recipienten der Luftdruck wieder (aus irgend einem Grunde), so tritt in die Röhre Wasser ein, und es ist nun schon ein geringerer Druck als früher im Recipienten nöthig, um Luft der Röhre zu entziehen, und je öfter sich dieser Vorgang wiederholt, ein desto heftigeres Pumpen ist nöthig, um die jeweiligen Luftreste in der Röhre so weit auszudehnen, dass ein Theil derselben austreten muss. Würde man den Luftdruck in der Pumpe auf Null bringen können, so müsste aus der Röhre sämmtliche Luft austreten und durch nachträglich eintretendes Wasser ersetzt werden können.

Wie man beim Vergleiche dieses Verhaltens mit dem der Gefässe ersieht, stimmen beide insofern überein, als bei letzteren auch ein immer höherer negativer Druck nöthig wird, um ein Austreten von Luft zu bewirken, und offenbar ist die Ursache dieses gleichen Verhaltens dieselbe, d. h. sind die Gefässe geschlossene Röhren.

Nach oftmaligem Pumpen tritt aber bei den Gefässen der Moment ein, wo das Steigern des negativen Druckes, bei welchem keine Luft mehr austritt, das bei der Glasröhre ab infinitum festgesetzt werden kann, aufhört und bei einem bestimmten negativem Drucke — von 67 cm. — aus den Gefässen continuirlich Luft strömt.

Dies kann offenbar nur dadurch geschehen, dass bei diesem hohen negativen Druck Luft durch Diffusion von aussen in grossen Mengen eintritt.

Es existirt daher bei den Gefässen eine Druckgrenze, bei welcher Luft in grösseren Quantitäten in die Gefässe zu diffundiren vermag, und diese Diffusionsgrenze wird vom entscheidenden Einflusse auf die Höhe, bis zu welcher der negative Druck in einem Gefässe im Zweige steigen kann, sein.

Dass diese Erklärung die richtige ist, davon werden weiter unten zu schildernde Versuche Zeugniss ablegen, welche darthun, dass es bei Drucken von 60—80 cm. Quecksilber gelingt, Luft in grösseren Mengen durch die Rinde in das Holz zu pressen.

Was nun die Rinde betrifft, welche bei dem in Rede stehenden Versuch ein ganz ähnliches Verhalten wie der Holzkörper zeigt, so ist bei der Erklärung darauf zu achten, dass ein Theil der Intercellularräume derselben, nämlich derjenige, welcher sich im Bereiche der unter Wasser stehenden Lenticellen befindet, nach beiden Seiten hin der Evacuation unterworfen ist, d. h. sich so verhält, wie eine beiderseits offene, lufterfüllte, ganz unter Wasser getauchte Röhre. Auf der einen Seite ist es die Schnittfläche, durch welche die Intercellularräume geöffnet sind, und auf der anderen sind es alle Lenticellen, so weit sie sich im Bereiche des Innenraumes des Recipienten befinden. Es werden daher diese Intercellularräume von zwei oder eigentlich mehreren einander genenüberliegenden Seiten her ausgepumpt.

Es ist nun klar, dass sich diese ganz so wie die Gefässe verhalten müssen: Beim Auspumpen muss von allen Seiten Luft aus ihnen austreten, beim Steigen des Druckes im Recipienten Wasser in sie eintreten. Nun wird schon ein stärkeres Pumpen als früher nöthig, das von einem grösseren Wassereintritte gefolgt sein wird u. s. w. Tritt nun die Diffusionsgrenze ein, so muss in sie ebenso wie in die Gefässe Luft eintreten und müssen sie daher bei jedem negativem Drucke über dieser Grenze Luft austreten lassen. Die in sie eintretende Luft dürfte grossentheils wahrscheinlich aus den Gefässen stammen, in die sie durch Vermittelung des ausserhalb des Recipienten befindlichen Zweig- und Rindenstückes gelangt.

Ganz anders aber verhält sich die Sache mit jenen Zwischenzellräumen der Rinde, die innerhalb des Recipienten nur einen Ausgang, in Form von theils noch im Recipienten befindlichen Lenticellen, theils von solchen dieser, die von dem Korke, der das Zweigstück im Tubulus festhält, umfasst werden. Diese Intercellularräume stehen mit den ausserhalb des Recipienten befindlichen Lenticellen in direkter Verbindung und ihren inneren Ausgängen muss continuirlich Luft entströmen.

In der That entgeht es einem bei dem Experimente nicht, dass in der Fuge zwischen dem Zweige und dem Korke beständig Luft entströmt, und dass dasselbe auch bei den ersten schon innerhalb des Apparates fallenden Lenticellen geschieht. Es ist selbstverständlich nichts leichter, als sich von der Dichtigkeit des Verschlusses

und somit auch von der Thatsache zu überzeugen, dass es die in den Kork zu stehen kommenden Lenticellen des Zweiges sind, denen die scheinbar eine Undichtigkeit des Verschlusses anzeigenden Luftmassen entstammen.

Diese letzteren Luftmassen sind es nun, welche das rasche Steigen des Druckes im Recipienten bewirken, in dessen Gefolge die jedesmalige Injektion des Zweiges steht.

Es ist klar, dass man das direkte Eindringen von Luft durch die äussersten Lenticellen nicht verhindern kann und mithin der Druck im Recipienten immer mehr minder rasch steigen muss. Wenn man aber den Versuch im Winter macht, wo die Lenticellen, wenn auch nicht ganz geschlossen, so doch entschieden für Luft bedeutend weniger leicht permeabel sind, und man noch dazu das ausserhalb des Recipienten befindliche Zweigstück von jenem aus zum Theil mit Lack überzieht, so kann man den direkt durch die Rindenintercellularräume eindringenden Luftstrom so bedeutend abschwächen, dass der Druck im Recipienten nur ganz langsam steigt. In diesem Falle kann dann keine Injektion des Zweiges erfolgen, und es muss selbst bei geringeren Drucken Luft aus demselben austreten. Ein in der angegebenen Weise mit Syringa vulgaris im November ausgeführter Versuch zeigte das geschilderte Verhalten in der That.

Selbst bei negativen Drucken unter 47 cm. trat auch nach mehreren Tagen Luft aus dem Zweige aus und es dauerte 28—38 Stunden, damit in Folge des Luftaustrittes der negative Druck im Recipienten von 68 auf 47 cm. fiel. Es stellte sich hierbei die Thatsache heraus, dass anfänglich dazu nur 28 Stunden nöthig waren, und dass die Zeitdauer, welche es brauchte, um den immer wieder erzeugten negativen Druck von 68 cm. auf 47 herabzudrücken, allmälig auf 38 Stunden stieg, und nun vollständig durch 14 Tage hindurch constant blieb, d. h. so lange der Versuch eben dauerte; zum Beweise, dass die unter dem gleichen Drucke in die Pflanze geströmten und diffundirten Luftmassen immer genau gleich gross blieben.

Aus diesem Versuche geht auch hervor, dass schon bei negativen Drucken, die unterhalb der Diffusionsgrenze liegen, Luft in die Gefässe hinein diffundirt, nur nicht so massenhaft, dass sie die Injektion genügend rasch überwinden kann.

Das Verhalten der Rinde in dem Stadium, wo sie sich, was den im Recipienten befindlichen Theil derselben betrifft, zum grössten Theile injicirt hat, lässt sich in sehr anschaulicher Weise mit Hülfe desselben Apparates, Fig. 3, demonstriren, den ich weiter oben zu anderen Zwecken verwendet hatte; man braucht ihn nur zu etwa zwei Drittel mit Wasser zu füllen und so horizontal aufzustellen, dass die Bleiröhre unten ganz in Wasser und die Saugröhre oben ganz in Luft zu stehen kommt. Die Fig. 5 zeigt denselben in dieser Lage und enthält den beim Saugen bei S eintretenden Verlauf der Luftströmung durch kleine Pfeile angedeutet. Bei d (freie Lenticelle) tritt die Luft ein, und nur bei c (der ersten inneren Lenticelle) aus; während aus den folgenden Lenticellen (b) und aus dem Querschnitte der Rinde (bei a) keine Luft ausströmt. Bis in die Nähe der Lenticelle c ist der Zwischenraum zwischen Blei- und Glasrohr mit Wasser erfüllt (d. h. die Rinde injicirt), während aus den Gefässen (der Glasröhre) Luft austritt.

Zweiter Versuch: Syringa vulgaris.

In den pag. 62 beschriebenen Apparat wurde ein 28 cm. langes und 1 cm dickes Zweigstück vom Flieder eingefügt und dasselbe demselben Versuche unterzogen, wie das von Prunus Padus. Es zeigte Syringa vulgaris nach etwa 10maligem Pumpen bis auf 73 cm. neg. Druck eine Diffusionsgrenze von 61 cm. neg. Druck, d. h. bei dieser Luftverdünnung begann Luft in die Gefässe in grösseren Mengen zu diffundiren.

Die Rinde war sehr bald injicirt, was man aus ihrem Aussehen deutlich entnehmen konnte; in der That hörte das Luftaustreten aus derselben bald auf, während ihr an der Einfügungsstelle des Zweiges Luft in Massen entströmte.

Es zeigte daher dieser Versuch dieselben Resultate wie der vorige.

Dritter Versuch: Juglans regia.

Ein 28,5 cm. langes und $^{3}/_{4}$ cm. dickes Zweigstück von Juglans regia wurde demselben Versuche unterworfen. Auch er zeigte ein ganz ähnliches Verhalten und eine Diffusionsgrenze von 68 cm. negativen Druck.

Vierter Versuch: Cornus mas.

Ein dünnes 30 cm. langes Zweigstück wurde einem fast constanten negativen Drucke von 70 cm. in dem obigen Apparate ausgesetzt. Die äussere Schnittfläche war wohl verklebt, und am Apparate die weite nach oben gebogene Röhre angebracht worden, um den Zweig beliebig unter Wasser setzen zu können. Während nun der äussere Theil des Zweiges sich in Luft befand, zeigte der innere Querschnitt, dass bei jener Luftverdünnung aus der Rinde gar kein Luftaustreten stattfand, während aus dem Holze dasselbe reichlich geschah! Denn bei ersterer trat alle Luft aus den Vereinigungspunkte der Rindenintercellularräume darstellenden Lenticellen aus: diese sind wegsamer und auch nicht so leicht capillar verstopfbar.

Schon nach einer Viertelstunde ward aber der Luftaustritt aus Holz und Rinde sehr merklich schwächer; so vermindert dauerte er aber noch lange Zeit und war beim Holze, so weit dies zu beurtheilen war, noch nach 24 Stunden in gleichem Maasse vorhanden. Nun — nach einem Tage — war die Rinde schon völlig injicirt, und trat nun mehr aus den vom Korke bedeckten Lenticellen Luft aus ihr heraus.

Es wurde nun der freie äussere Theil des Zweigstückes durch Füllen des um ihn angebrachten Glasrohres mit warmen, ausgekochtem Wasser ganz von der Luft abgeschnitten. Nichts desto weniger trat zunächst eben so viel Luft wie früher aus dem Holze heraus, und erst nach einigen Stunden zeigte sich, dass das Austreten entschieden schwächer wurde und ferner sich im Monometer der Quecksilberstand nicht veränderte, weshalb das Nachpumpen überflüssig wurde, während ein solches nöthig war, als sich der Zweig aussen in Luft befand. Dieses Luftaustreten aus dem ganz in luftfreiem Wasser befindlichen Zweige dauerte nun einige Tage fort, zwar etwas schwächer, aber nie aufhörend, indem, als nach 3 Tagen der Versuch unterbrochen wurde, noch immer über 200 Bläschen pro Minute ausströmten.

Es fragt sich nun, woher es kommt, dass, wie man sieht, auch beim völligen Ausschliessen des freien äusseren Theiles des Zweiges von der Luft bei diesen Versuchen aus den Gefässen und der Rinde noch immer Tage lang Luft austritt, während bei dem Hales'schen Experimente dies, wie oben angegeben, unter denselben Verhältnissen

nicht stattfindet. Die Ursache liegt zweifellos wieder in dem Umstande, dass bei meinen Versuchen nach Unterwassersetzung des äusseren Zweigstückes der ganze Zweig unter Wasser steht, während bei dem Hales'schen Experimente immer ein Theil des Zweiges, nämlich der im Recipienten über dem Wasser stehende, sich in wenn auch verdünnter Luft befindet. In Folge dessen kann es bei Hales' Einrichtung des Versuchs nicht zu einer inneren Athmung kommen, die bei meinen Versuchen in Wirksamkeit tritt. Es kam bei meinen Versuchen in der That das mehrtägige fast gleichmässige Luftaustreten aus den ganz unter Wasser befindlichen Zweigen nur durch die innere Athmung erklärt werden.[1])

Dass das leicht eintretende Nichtaustreten von Luft aus dem Rindenquerschnitte durch die Injektion der Rinde von den Lenticellen aus bedingt wird, kann man leicht beweisen, wenn man den innerhalb des Recipienten befindlichen Theil des Zweiges mit Wachs überzieht. Dies geschah bei einem Zweige von Staphylea pinnata (50 cm. lang).

Fünfter Versuch: Staphylea pinnata.

Hier kam nun durch 48 Stunden, d. h. so lange bis der äussere Theil des Zweiges unter Wasser gesetzt wurde, aus dem Rindenquerschnitte Luft in grossen Mengen hervor, bei einem negativen Drucke von 50—70 cm. Qu. Desgleichen selbstverständlich aus dem Holze, aber in etwa 10mal geringerer Menge. Nach Unterwassersetzung der äusseren Zweighälfte dauerte der Luftaustritt aus der Rinde noch $^1/_4$ Stunde: Nach dieser Zeit war dieselbe von aussen her ganz injicirt, während das Holz in nur wenig schwächeren Strömen noch durch einige Tage Luft austreten liess.

Dieses ganze Verhalten ist nach dem bisher Auseinandergesetzten wohl hinreichend verständlich, so dass ich mir weitere Bemerkungen ersparen kann.

Die Resultate der beschriebenen Versuche — denen ich noch eine ganze Reihe anderer ähnlicher mit gleichen Ergebnissen an-

1) Von Pfeffer, Landwirthsch. Jahrb. VII. p. 805, intramolekulare Athmung genannt.

reihen könnte — stimmen in vollkommenster Weise mit dem oben bewiesenen Verhältnisse der Gefässe zu den Intercellularräumen überein, so dass bei ihrer Besprechung direkt von diesem Verhalten Ausgang genommen werden konnte, ohne dass sich hierbei irgend welche Schwierigkeit bei der Erklärung ergeben hätte.

Wir haben durch sie vor Allem die sogenannten Diffusionsgrenze kennen gelernt, d. h. erkannt, dass es einen gewissen Druck giebt (60—70 cm.), bei welchem in die Gefässe des wasserreichen Holzes Luft in grösseren Mengen diffundirt.

Die nun im Nachstehenden auseinandergesetzten Versuche verfolgten den doppelten Zweck, einerseits die bei einem gewissen Ueberdrucke eintretende starke Diffusion von aussen her in die Gefässe handgreiflich zu demonstriren und so unzweifelhaft zu machen, und andererseits zu gleicher Zeit ebenso augenscheinlich, das schon mehrfach bewiesene Verhalten der Gefässe zu den Lenticellen nochmals darzuthun, und so das Hales'sche Experiment, das wir als glänzenden Beweis dafür erkannt haben, zu bestätigen.

Beide dieser Aufgaben konnten in vollständigster Weise durch Einpressungsversuche von Luft in die Rinde von Zweigstücken, deren eine Schnittfläche mikroskopisch beobachtet werden konnte, während die andere wohl verschlossen war, gelöst worden. Ich benutzte hierzu den in Fig. 6 abgebildeten Apparat. Das Zweigstück befindet sich, wie man sieht, in einer weiten Röhre oben luftdicht eingekorkt, deren Innenraum durch eine mit Quecksilber zu füllende Druckröhre von etwa einem Meter Länge verschiedenen grossen Drucken ausgesetzt werden kann. Das untere Ende des Zweiges ist vollständig luftdicht verschlossen, während das obere in ein kleines Wasserbecken zu stehen kommt, durch welches die dem oberen Querschnitte entweichenden Luftbläschen steigen müssen, während ein darüber befindlicher Mikroskop-Tubus bei 20—40maliger Vergrösserung genaue Auskunft über den Ort zu geben im Stande ist, welchem die Luftbläschen entströmen. Die Luft kann, wie man aus der Anordnung des Apparates ersieht, nur durch die Lenticellen und die Rindenoberfläche in den Zweig hineingelangen.

Ich gehe nun zu den einzelnen Versuchen über, die, wie ich gleich bemerke, sämmtlich gleichartige Ergebnisse lieferten.

1. Cornus mas. Ein etwa 30 cm. langes und über Centi-

meter dickes Zweigstück vom Hartriegel liess bei einem Drucke von 30 cm. Qu. Luft in grossen Strömen durch die Rinde hindurch. Sie kam am Querschnitte nur aus der äusseren Rinde hervor. Auch bei einem Drucke von 70 cm. kam zunächst nur aus dieser Luft, etwa an 20 Stellen. Nach längerer Einwirkung dieses Druckes bedeckte sich der Querschnitt des Holzkörpers allmälig mit kleinen Bläschen, von welchen sich einzelne ablösten. Aus der Rinde strömte indessen gewiss das tausendfachste dessen, was dem Holze entstammte. Allmälig wuchs indessen die dem Holzkörper entströmende Luftmenge an, ohne indessen je mehr als den 100sten bis 500sten Theil derjenigen auszumachen, die aus der Rinde kam. Auffälliger Weise entstammte die dem Holzkörper entströmende Luft (welche zwar continuirliche, aber sehr zarte Blasenströme bildete) nur etwa 10 Gefässen, die sich sämmtlich in einer das Mark umgebenden nur 1 bis 2 mm. breiten Zone befanden, während aus dem jüngeren Holze (5 mm. breit) gar keine Luft kam. Ebensowenig kam solche aus der inneren Rinde.

Als nun der Druck rasch auf 7 cm. vermindert wurde, zeigte es sich, dass aus der Rinde gar keine Luft mehr kam, während das Luftaustreten aus dem Holze ungeschwächt fortdauerte. Dasselbe zeigte sich ferner, als der Druck auf Null gebracht wurde. Nun wurde der Druck einige Centimeter negativ gemacht, d. h. in eine Saugung verwandelt, und doch trat aus den Gefässen Luft aus, wenn auch immer langsamer und dies dauerte noch fort, als der Versuch nach einer Viertelstunde unterbrochen wurde.

Dieses auffällige Verhalten der Gefässe gegenüber den Zwischenzellräumen der Rinde, erklärt sich nur dadurch, dass erstere der Luft von der Rinde aus nur durch Diffusion zugänglich sind, während die letzteren direkt mit den Lenticellen und daher auch dem Raume der Druckröhre communiciren.

Unter dem Drucke, unter welchem sich die Luft in den Intercellularräumen der Rinde befindet, diffundirt dieselbe durch die innere Rinde und das jüngste Holz bis zum Protoxylem. Da der angewendete Druck zweifellos grösser war, als jener, der nöthig gewesen wäre, um diese Diffusion zu bewirken, so konnte sich die Luft in den Gefässen ansammeln, und daselbst sogar einen gewissen Druck erreichen, der gross genug war, um in einzelnen von ihnen

die capillare Wasserverstopfung zu überwinden, und so der comprimirten Luft einen Ausweg zu bilden. Nicht in allen Gefässen konnte dies jedoch gleichzeitig geschehen, was jedenfalls von der Vertheilung von Wasser und Luft, der Grösse des capillaren Widerstandes und daher auch wesentlich von der Weite derselben abhängt.

Hatte der Luftdruck in den Gefässen eine genügende Grösse erreicht, so konnte das Luftaustreten aus denselben auch nach dem Aufhören des Aussendruckes fortdauern und so selbst bei einer Saugung von aussen.

Da bei längerer Fortdauer des Versuches das Quecksilber in Folge des beständigen grossen Luftaustrittes aus der Rinde in den unteren Theil der weiten Röhre trat, die den Zweig enthielt, so lag die Erklärung nahe, dass die frisch aus dem Garten geholten Zweige durch das Quecksilber erwärmt und dadurch zu jener Erscheinung veranlasst wurden. Dies war jedoch nicht der Fall, denn

1. zeigte ein specieller Versuch das Gegentheil davon,
2. trat die Luft nur aus dem innersten Holze aus, wo die Erwärmung am schwierigsten ist,
3. zeigten die Intercellularräume der Rinde die Erscheinung nicht, selbst dann nicht, als noch ein positiver Druck von 7 cm. existirte,
4. zeigte dieselbe das Mark, trotz seiner allseitig geschlossenen Intercellulargänge, nicht, und endlich
5. trat die Erscheinung erst bei Anwendung höherer Drucke ein.

Es ist also der geschilderte Versuch ein schöner Beweis für die Getrenntheit der Gefässe von den Intercellularräumen und dem Eintritte von Luft in die Gefässe durch Diffusion bei hohem Ueberdrucke.

2. Morus mauritiana. Ein Centimeter dickes und 30 cm. langes Zweigstück dieser Pflanze liess bei einem Drucke von 50 cm. Luft überhaupt nur aus der Rinde an sehr zahlreichen Stellen in continuirlichen Strömen heraustreten. Erst bei einem Drucke von 75—80 cm. bedeckte sich der Holzkörper allmälig mit feinen Bläschen, von welchen sich nach einer Viertelstunde einzelne ablösten, während aus der Rinde grosse Luftmassen kamen. Sowohl dem Splinte, wie dem schönen braunen Kernholze entstiegen Luftbläschen, und während sich von der inneren Rinde nur einzelne Bläschen

(seltener noch als vom Holze) abhoben, kamen aus der äusseren Rinde grosse Luftströme.

Als nun ebenso wie oben der Druck rasch auf Null herabgemindert wurde, hörte der Rinden-Luftstrom gänzlich auf, während aus dem Holze noch eine halbe Stunde lang Bläschen kamen, welche allmälig kleiner und seltener wurden.

Wie man sieht, besagt dieser Versuch genau dasselbe wie der vorige. Ganz ebenso verhält es sich mit dem folgenden.

3. Philadelphus coronarius. Beim Pfeifenstrauche ist die Rinde nach dem Beginne der Borkenbildung sehr schmal, indem dann nur mehr der innere Theil derselben erhalten bleibt. Bei einem Drucke von 50—69 cm. Qu. kam zunächst nur Luft aus der Rinde in lebhaften Strömen. Nach 10 Minuten bedeckte sich aber der Holzquerschnitt mit feinen Bläschen, die sich vergrösserten und vereinzelt ablösten, anfänglich langsamer, später rascher, ohne dass es aber je zu continuirlichen Strömen kam.

Als beim Vermindern des Druckes aus der Rinde keine Luft mehr kam, dauerte der Austritt derselben noch aus dem Holze fort, und selbst dann als der Druck aufhörte und endlich einige Centimeter negativ gemacht wurde.

Ich bemerke, nun auf weitere Einzeldarstellungen verzichtend, die sich einander sehr ähneln müssten, dass auch alle übrigen Versuche, mit Syringa vulgaris, Tilia grandifolia, Robinia Pseudoacacia u. a. angestellt, ganz genau dieselben Ergebnisse zeigten, was nach dem bisher Auseinandergesetzten sehr wohl zu erwarten war.

Wie man sieht, stimmen auch die Resultate dieser Versuche aufs Beste und Schönste mit allen früheren überein. Sie enthalten nicht nur einen neuen Beweis für die Geschlossenheit der Gefässe, sondern bestätigen auch den aus den Evacuationsversuchen gezogenen Schluss, dass die Gefässe bei einem gewissen Ueberdruck von aussen Luft in grösseren Mengen durch Diffusion eintreten lassen. Nachdem aber bei den angewendeten hohen Drucken nicht nur die Luft schon in beträchtlichen Quantitäten in die Gefässe eintreten konnte, sondern auch in diesen comprimirt wurde, so kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass schon bei geringeren Drucken Luft in merklichen

Mengen in die Gefässe zu dringen im Stande ist. Ein Versuch, den ich, um mich von letzterem Punkte zu überzeugen, mit Syringa anstellte, erwies, dass selbst bei Drucken von 10 cm. und weniger, Luft durch Diffusion aus der Rinde in die Gefässe dringt, aber nur in sehr geringen Quantitäten. Ich stellte denselben in der Weise an, dass ich mit Hülfe des Apparates Fig. 6 in die Gefässe durch die Rinde Luft einpresste, aber so, dass der Luftaustritt aus dem Rindenquerschnitte ganz verhindert war, was dadurch bewirkt wurde, dass unmittelbar unter der Einfügungsstelle des Zweiges ein Ringelschnitt in der Rinde angebracht wurde, der durch Siegelwachs wohl verklebt ward. Als nun ein Druck von 60 cm. Qu. angewendet wurde, trat aus der Rinde überhaupt keine Luft aus und aus dem Holze erst nach 3stündiger Einwirkung desselben in geringen Quantitäten. Hierbei sank der Druck allmälig, aber es dauerte über ein Monat, bis derselbe fast auf Null gesunken war. Selbst bei Drucken von nur wenigen Centimetern diffundirte noch Luft in die Gefässe und trat oben aus.

Aus diesem Versuche ergiebt sich nun die Möglichkeit, dass selbst bei schwacher Transpiration negative Luftdrucke in den Gefässen, wofern sie nicht höher als höchstens 20—30 cm. sind und wofern in den Gefässen noch aufsaugbares flüssiges Wasser enthalten ist, selbst Wochen lang erhalten bleiben können.

Hingegen erscheint es unmöglich, dass höhere negative Drucke längere Zeit constant bleiben. Ferner ist erklärlich, wie selbst im Winter in den Gefässen ein geringer negativer Druck vorkommen kann.

Nähere Auseinandersetzungen über diese wichtigen Punkte sind in einem anderen Abschnitte nachzusehen.

II. Beiträge zur näheren Kenntniss der Druckverhältnisse der Holzluft.

1. Ueber die Beweiskraft der Hartig'schen Wasseraufsaugungsversuche.

Theodor Hartig, dem wir eine Reihe schöner Entdeckungen verdanken, veröffentlichte in den Jahren 1861 und 1863[1]) eine Anzahl von Versuchsresultaten, welche zeigten, dass die Holzluft unter Umständen eine sehr beträchtlich geringere Spannung als die der umgebenden Atmosphäre hat. Wie dies auch mit anderen Resultaten dieses bedeutenden Forschers der Fall war, wurden auch diese vernachlässigt und verkannt, wie schon daraus hervorgeht, dass dieselben fast nirgend genügend berücksichtigt zu finden sind, zumal nicht in Hofmeisters „Handbuch der physiologischen Botanik".

Bei Gelegenheit der Ausarbeitung meiner Dissertation „Ueber den negativen Druck der Gefässluft" musste ich selbstverständlich auch Hartig's Resultate besprechen und kritisch untersuchen. Ich kam dabei auf Grund einer gründlichen Ueberlegung zu dem Resultate, dass dieselben allerdings beweisend für die Existenz eines sog. negativen Druckes der Holzluft seien, dase sie aber über die Grösse desselben keine besondere oder auffallende Aufklärung geben, indem aus denselben nur hervorgehe, dass der negative Druck grösser als 2—3 cm. sei.

Dies war aber schon aus anderen lange bekannten Versuchen zu ersehen. Indem ich nun zu diesem Resultate der Untersuchung von Hartig's Angaben kam, bekannte ich mich offenbar zu derselben Anschauung, welche die hervorragendsten Physiologen stillschweigend hatten.

Die Gründe, welche mich zu der ausgesprochenen Ansicht nöthigten, waren etwa folgende.

Zunächst hielt ich die Thatsache, dass Stammstumpfe Wasser mit Ueberwindung eines gewissen Druckes einsaugen, für keinen Beweis für die Existenz eines negativen Luftdruckes, nachdem sich dieser, nach meiner damaligen Anschauung, wenn derselbe überhaupt vorhanden war, jedenfalls an der Schnittfläche allsogleich ausgleichen musste. Ich hielt die in Rede stehende Thatsache nur für

1) Botanische Zeitung 1861 p. 17, 1863 p. 277.

einen Beweis dafür, dass Holz als hygroskopischer, poröser Körper Wasser mit einer gewissen Kraft aufzusaugen im Stande ist.

Hiermit stimmte nun in auffallender Weise die Thatsache überein, dass bei den Hartig'schen Versuchen die Quecksilbererhebung im Manometer nur so lange andauerte, als das Bohrloch Wasser enthielt. Ging daselbst das Wasser aus, d. h. kam die saugende Fläche mit Luft in Berührung und konnte daher kein Wassor mehr aufgenommen werden, so sank das Quecksilber rasch auf Null oder eine sehr geringe Höhe herab.

Dieser Umstand war es offenbar auch, welcher die meisten Physiologen zu ihrer ablehnenden Haltung Hartig's Versuchen gegenüber bestimmte. Ich hielt daher Hartig's Schluss, dass die Höhe der Quecksilbererhebung im gefüllten Manometer den Druck der Holzluft angebe, nicht für richtig, und stellte folgende Hypothese zur Erklärung des Verhaltens des Manometers auf. [1])

„So lange die durch die Wurzeln emporgeschaffte Saftquantität grösser als die durch die Transpiration verbrauchte ist, steht die Gefässluft offenbar unter einem positiven Drucke, der sein Maximum in der Zeit des stärksten Blutens erreichen wird. So lange die transpirirte Wassermenge ebenso gross ist als die emporgeschaffte, bleibt dieser positive Druck constant. Wird erstere grösser, so wird letzterer allmälig abnehmen, und zwar immer rascher, bis derselbe auf Null reducirt ist. Macht man nun in diesem Zustande ein Bohrloch, so kann offenbar kein Wasser austreten, weil ja jeder Druck fehlt, hingegen wird das Holz der Wasseraufnahme immerhin fähig sein, da es nicht so viel Wasser enthält, als es enthalten könnte. Ist nun das Manometer gefüllt, so kann das Holz Wasser aufnehmen, was wie bei jedem porösen Körper mit einer gewissen Kraft geschehen wird, deren Grösse jenes angeben wird. Bis zu einer gewissen Grenze muss, so lange kein Luftaustritt stattfindet, dem Lumen nach ebenso viel Quecksilber aufsteigen, als Wasser eingesogen wird. Da der Luftaustritt in das Rohr nur in Folge der Wasseraufnahme geschieht, so kann durch denselben der Quecksilberbestand nicht deprimirt werden, indem mehr Wasser vom Holze aufgenommen werden muss, als Luft ausgeschieden wird. Wird nun

1) l. c. p. 4 u. 5.

in Folge des fortgesetzten Luftaustrittes die Continuität der Flüssigkeit im Manometer unterbrochen, der Rest des aufsaugbaren Wassers vom Bohrloche aufgenommen, so tritt die Manometerluft in direkte Communication mit der Baumluft, deren Druck, wie angenommen wurde, kaum von Null abweicht. Es muss dann das Quecksilber rasch auf einen sehr niedrigen Stand sinken."

Für späteren Gebrauch bemerke ich hier, dass, wie man leicht sieht, die angeführte Hypothese auf den Annahmen beruht, dass feuchtes Holz mit einer Luftspannung, die nur wenig von der der umgebenden Atmosphäre verschieden ist, Wasser mit einer gewissen Kraft aufnimmt und dass hierbei dem Lumen noch weniger Luft ausgeschieden wird, als Wasser aufgesaugt.

Zu den bereits angeführten Gründen gegen die Beweiskraft der Hartig'schen Resultate kam noch erstens der Umstand, dass schon im April, zu einer Zeit, wo die Transpiration noch gering ist und die Pflanze über bedeutende Saftquantitäten verfügt, sich Quecksilbererhebungen von 17,5 Zoll (etwa 46 cm.!) zeigten, was von vorn herein wenigstens sehr unwahrscheinlich war, und ferner, dass Hartig ein grosser physikalischer Irrthum unterlief, der seinen Versuchen selbstverständlich nicht vortheilhaft war.[1])

Nächst Hartig hat Böhm eine Reihe von diesbezüglichen Versuchen gemacht.[2]) Derselbe liess 2—4 cm. dicke Aststumpfe des Flieders, der Platane, von Pomaceen etc. Wasser aufsaugen und fand, dass dies noch bei Ueberwindung eines Quecksilberzuges geschah. Bei der Platane stieg dieser bis über 16 cm., bei Syringa und den Pomaceen meist über 25 cm. hoch, bei Crataegus in einem Falle sogar 61 cm. hoch. Aber auch bei diesen Versuchen zeigte es sich, dass, sobald alles disponible Wasser aufgesaugt war, das Quecksilber sehr rasch bis auf ungefähr 3 cm. Höhe sank (l. c. p. 368). Böhm wollte durch diese Versuche die Grösse der Kraft kennen lernen, mit welcher das Wasser von Aststumpfen aufgesaugt wird, d. h. jedenfalls nicht anders, als die Grösse des negativen Druckes der Holzluft. Da jedoch, ebenso wie bei den Hartig'schen Ver-

1) Meine Dissertation p. 6ff.

2) Ueber die Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen. Landwirthschaftl. Versuchstation, XX. Bd. (1877) p. 357.

suchen, das Quecksilber rasch sank, nachdem die aufsaugende Schnittfläche nach Absorption des disponiblen Wassers mit Luft in Berührung kam, so glaubte Böhm, dass die Hubhöhe des Quecksilbers nicht durch eine Spannungsdifferenz der Luft inner- und ausserhalb der wasseraufsaugenden Pflanze bedingt sei (l. c. p. 379) und dass nur die nach dem raschen Sinken der Quecksilbersäule (eine Zeit lang) restirende Höhe von 2—3 cm. von der Spannung der Gefässluft herrühre.

Böhm glaubt daher ferner, dass die bedeutende Höhe, bis zu welcher das Quecksilber am aufsaugenden Aststumpfe gehoben wird, eine Folge der capillaren Eigenschaften der Gefässe sei, und führt diesbezüglich ein Experiment an, das aber, wie ich glaube, mit dem Wasseraufsaugen nichts zu thun hat.

Wie man aus dieser Auseinandersetzung des Standes der Frage nach dem Werthe, der Bedeutung und Erklärung der Hartig'schen und Böhm'schen Aufsaugungsversuche ersieht, involviren letztere mehrere von gen. Forschern nicht endgültig gelöste Fragen. Zunächst die Frage, was zeigt der höchste Quecksilberstand bei den Hartig-Böhm'schen Versuchen an; dann, warum sinkt nach der Absorbtion des disponiblen Wassers das Quecksilber rasch, und endlich, was bedeutet der schliessliche kleine Quecksilberstand. Alle diese Fragen und noch andere dazu werden mit einem Schlage durch die einfache Ueberlegung gelöst, dass die Hartig-Böhm'schen Wasseraufsaugungsversuche keineswegs reine Versuche sind, indem bei denselben beide in der Pflanze enthalten Luftsysteme, das cellulare und das intercellulare, geöffnet werden, während man bisher immer nur an die verdünnte Cellularluft (Holzluft, nach dem im Holze so gut wie keine Intercellularräume vorkommen) dachte. In dem ersteren Systeme ist die Luft sehr verdünnt, im letzteren nicht; das erstere ist vollkommen geschlossen, das andere steht mit der Atmosphäre in direkter Communication. Das eine saugt Wasser auf an der Schnittfläche, nicht so das andere.

Und dieses erklärt alle Erscheinungen bei den in Rede stehenden Versuchen, und zeigt zugleich, dass dieselben thatsächlich die Existenz eines sehr hohen negativen Luftdrucks in der Pflanze beweisen.

Setzt man nach Hartig's oder Böhm's Methode an die Pflanze ein mit einem Manometer in Verbindung stehendes wassererfülltes Rohr an, so saugt das Holz in Folge der negativen Spannung seiner Luft Wasser auf; in Folge dessen muss das Quecksilber zu steigen beginnen. Dadurch entsteht nun ein Zug, der schliesslich so gross wird, dass die capillare Wasserverstopfung der Gefässe und Rinden-Intercellularräume überwunden wird und aus der Schnittfläche (oder bei Hartig's Versuchen: dem Bohrloche) Luft austreten hann. Wesentliche Luftmengen können nur aus den Gefässen des Holzes und den Intercellularräumen der Rinde, und event. (bei den Böhm'schen Versuchen) des Markes kommen. Aus den Gefässen kommt nur verdünnte Luft, welche selbstredend den Quecksilberstand (so paradox dies auch klingt) nicht herabdrücken kann, da sie ja eine grössere negative Spannung als die durch den Quecksilberstand angezeigte haben muss, sonst könnte ja kein Wasser mehr gesaugt werden und daher das Quecksilber nicht steigen. Aus der Rinde aber kommt Luft, die von Atmosphärendrucke ist und direkt durch Vermittelung der Lenticellen von aussen eingesaugt wird. Wird nun immer mehr und mehr Wasser von dem Holze in Folge der negativen Spannung der cellularen Holzluft aufgesaugt, so muss der Quecksilberspiegel steigen, und in dem Verhältnisse, als dies geschieht, muss auch immer relativ mehr und mehr Luft aus dem Rindenquerschnitte in derselben Zeiteinheit austreten. In Folge dessen muss das Quecksilber immer langsamer steigen, und dies muss überhaupt so lange geschehen, bis die Saugwirkung, welche die Quecksilbersäule auf den Rindenquerschnitt ausübt, so gross wird, dass aus demselben dem Lumen nach so viel Luft (von Atmosphärendrucke[1])] austritt, als zugleich vom Holze Wasser eingesaugt wird. Ist diese Phase eingetreten, so bleibt das Quecksilber stehen, es steigt nicht mehr und hat daher seinen höchsten Stand erreicht.

Es ist klar, dass dieser höchste Stand die Grösse der Spannung

1) Ich brauche kaum zu bemerkan, dass das eben aus der Rinde ausgetretene Bläschen nicht mehr aus Luft von Atmosphärendrucke besteht, sondern eine Spannung hat, die etwas grösser ist, als die das Manometer anzeigt. Umgekehrt hat das eben aus dem Gefässe kommende Bläschen eine etwas geringere Spannung, als die im Manometerrohre herrschende.

der Luft anzeigt, die sich im Apparate befindet, und welche Spannung grösser sein muss, als die der Holzluft, da die Luft im Apparate ja neben dieser noch Rindenluft enthält, die eine bedeutend grössere Spannung als die Holzluft besitzt. Daraus folgt, dass der Maximalstand des Quecksilbers bei den Böhm-Hartig'schen Versuchen einen Minimalwerth für den negativen Druck der Holzluft angiebt, d. h. der negative Druck dieser muss noch grösser sein, als der höchste Quecksilberstand anzeigt.

Ist nun dieser Stand erreicht, so wird derselbe, wenn der Pflanze beim Versuch nicht allzuviel Wasser geboten wird, so lange constant erhalten bleiben, bis alles Wasser aufgesaugt ist. Denn, wenn man der Pflanze nur eine geringe Wasserquantität bietet, so wird durch die Aufsaugung derselben die Spannung der Holzluft nur wenig verändert und wird daher die ganze noch nach Erreichung des Minimalstandes disponible Wasserquantität gleichmässig aufgesogen. Da nun im Stadium des Maximalstandes ebensoviel Luft aus der Rinde ausgeschieden wird, als Wasser absorbirt, so muss bei obiger Voraussetzung die Maximal-Erhebung bis zur gänzlichen Absorption des disponiblen Wassers fast genau constant bleiben.

Bietet man aber z. B. einem 2 cm dicken Zweige von Syringa 200—300 cbcm Wasser, so werden die letzten Mengen dieses langsamer als die ersten aufgenommen, und der Quecksilberspiegel sinkt schon vor der Absorption des disponiblen Wassers langsam: weil in Folge der relativ (im Verhältniss zum Zweiglumen) grossen Wasseraufnahme der Luftdruck im Holze natürlich grösser werden muss[1]), aus der Rinde aber wie früher gleich viel Luft herauskommt, mehr als nun Wasser absorbirt werden kann.

Ist nun alles disponible Wasser absorbirt, so muss in Folge des hohen Quecksilberstandes selbstredend noch immerfort aus der Rinde (und weniger auch aus dem Holze) Luft austreten, während kein Wasser mehr aufgesogen werden kann; nun muss selbstverständlich das Quecksilber anfänglich sehr rasch sinken, später immer langsamer

1) Selbstverständlich muss während des ganzen Versuchs der Luftdruck im Holze immer grösser werden, während der im Apparale immer kleiner wird, bis er schliesslich in beiden communicirenden Räumen gleich wird. Daraus geht hervor, dass der negative Druck grösser ist, als der Maximalstand des Quecksilbers ihn anzeigt.

und schliesslich auf einem Punkte, der im höchsten Falle kaum mehr wie 5—6 cm betragen kann, stehen bleiben.

Es muss dann stehen bleiben, wenn es erstens den Reibungswiderstand, den die Luft in den Intercellularräumen der Rinde erleidet, und zweitens die schwache capillare Verstopfung der Ausgänge jener an der Schnittfläche nicht mehr zu überwinden vermag.

Denn über dem Rindenquerschnitt muss jedenfalls eine ganz dünne Wasserschicht erhalten bleiben und ebenso wird in den Hartig'schen Bohrlöchern die Rinde leicht mit dem Versuchswasser benetzt werden können. Geschieht dies nicht, so kann das Quecksilber auch auf Null sinken, wie dies auch thatsächlich von Hartig oft beobachtet wurde, währenddem es bei Böhm's Versuchen, wie leicht verständlich, nicht eintreten kann, da an der nach oben gekehrten Schnittfläche auf der Rinde immer etwas Wasser liegen bleiben muss.

Aus Allem Gesagten geht hervor, dass das Verhalten des Manometers durch den Widerstreit zweier einander entgegenwirkender Ursachen erzeugt wird. Während das Holz in Folge der negativen Spannung seiner Luft Wasser aufsaugt, sucht die durch die Lenticellen einströmende und am Rindenquerschnitte austretende Luft diese Spannung auszugleichen. So lange daher die dem Lumen nach immer überwiegende Wasseraufsaugung durch's Holz dauert, muss das Quecksilber steigen. Geht das Wasser am Querschnitte aus, so ist nur mehr die ausgleichende Wirkung der Rindenluft von atmosfärischer Spannung vorhanden und das Quecksilber muss sinken. Der höchste Quecksilberstand ist daher noch immer kleiner als der negative Druck der Holzluft, und es kann daher mit einem geeigneten Apparate mit Hülfe der Hartig'schen Methode in der That der negative Druck der Holzluft gemessen werden.

Ferner ist nun klar, dass man bei Böhm's Versuchen beim völligen Ausschliessen der Rinde ein anderes Resultat erhalten muss. Das Quecksilber muss dann offenbar rascher und höher steigen, und sein Maximalstand dem wahren negativen Drucke näher kommen.

Ferner kann nach Absorption des disponiblen Wassers[1]) das

1) Selbstverständlich muss auch bei so modificirten Versuchen das Wasser des Apparates durch nun nur aus den Gefässen kommende Luft in zwei Partien getrennt werden, von welchen nur die mit der Schnittfläche in Berührung stehende aufsaugbar ist.

Quecksilber nicht rasch sinken, sondern muss lange stehen bleiben, und erst dann ganz allmälig, im Verlaufe von einigen Tagen, fallen, während es sonst in der Regel schon innerhalb 2—3 Stunden auf 2—3 cm gesunken ist.

Dass es auch nach Ausschliessung der Rinde sinken muss, geht schon daraus hervor, dass der Apparat nie ganz luftdicht an den der Rinde entblössten Zweigstumpf angebracht werden kann. Ferner kann der Zweigstumpf nicht transpiriren, und muss daher sein Luftdruck durch aus der Wurzel kommendes Wasser allmälig ausgeglichen werden, um so leichter dann, wenn er überdies durch die Schnittfläche viel Wasser aufsaugen konnte. Und schliesslich muss der Stumpf absterben. Versuche, die ich mit und ohne Ausschluss der Rinde gemacht habe, haben das Gesagte in sehr auffallender Weise gezeigt. Während jene Versuche, bei welchen die Rinde am Stamm- oder Zweigstumpfe gelassen, ein ganz ähnliches Verhalten zeigten, wie Böhm und Hartig beschrieben haben, saugten die Stumpfe bei jenen Versuchen, welche an denselben Pflanzen bei Ausschluss der Rinde angestellt wurden, nicht nur stärker (um 10 bis 15 cm), sondern es trat auch viel weniger Luft aus dem Querschnitte aus, und nach Absorption des disponiblen Wassers dauerte es einige Tage, bis das Quecksilber den niedrigen Stand von 3—4 cm erreicht hatte. Es würde dies vielleicht noch länger gedauert haben, wenn es gelungen wäre, den Apparat vollkommen dicht an den entrindeten, glatten und feuchten Stumpf anzusetzen. Siegelwachs leistet aber hierbei gar keinen Dienst und man muss sich mit möglichst tiefem Einschieben des Stumpfes in das weite Kautschuckrohr des Apparates begnügen, das man dann durch mehrere starke Dräthe fest anpresst.

Aber schon aus gewissen Böhm'schen Versuchen geht die Richtigkeit alles Gesagten klar hervor. Böhm schnitt nämlich bei einigen seiner Aufsaugungsversuche den Stumpf unterhalb der aufsaugenden Fläche beiderseits bis über das Mark ein, um so sämmtliche Gefässe zu durchschneiden, nnd verklebte die Wunden mit einer Kautschuck-Benzin-Lösung. Ueberdies wurde der obere Theil des Stumpfes mit einer weiten Kautschuckröhre, die unten festgebunden ward, überzogen, und der Zwischenraum zwischen Röhre und Rinde mit Quecksilber ausgefüllt, so dass die beiden Schnittwunden vom Luftzutritte

vollkommen abgeschlossen waren. „Das Quecksilber stieg nun 45—51 cm hoch (gegen 25—30 cm der gewöhnlichen Versuche!) und fiel nach vollendeter Aufsaugung des Wassers nur sehr langsam.“ [1])

Böhm erklärt dieses Resultat durch die Verhinderung des Luftaustrittes aus den Gefässen. Dieser kann aber, wie erwähnt, das Aufsteigen des Quecksilbers nicht beeinflussen, da die Gefässluft eine geringere Spannung besitzt, als die Luft im Apparate. Hingegen wird, wie man gleich bemerkt, durch die erwähnten Vorkehrungen die Rinde fast vollständig unterbrochen und werden die näheren Lenticellen verschlossen. In Folge dessen kann durch die Rinde fast keine atmosfärische Luft eintreten, daher das höhere Steigen und sehr langsame Fallen des Quecksilsers. Es ist daher dieser Versuch eine schöne Bestätigung der obigen Erklärung.

Was die Böhm'sche Ansicht über die Ursache des Verhaltens der offenen Monometer bei den Wasseraufsaugungsversuchen betrifft, so ist klar, dass, wenn dieselbe richtig ist, d. h. wenn die starke Erhebung des Quecksilbers nicht von dem negativen Drucke der Holzluft bedingt wird, auch trockenes Holz, bei welchem die Rinnenluft keine von der Atmosfäre verschiedene Spannung zeigt und das man Wasser aufsaugen lässt, dieselbe Erscheinung zeigen muss. Dies war nun bei einigen Versuchen, die von mir mit trockenem Buchenholze gemacht wurden, nicht der Fall. Ich habe die betreffenden Versuche in der Weise angestellt, dass ich etwa 10—12 cm lange und 1—2 cm dicke trockene Buchenholzabschnitte nahm und deren eine Querschnittsfläche versiegelte. Mit der versiegelten Fläche nach unten stellte ich sie in der Zahl von 20—30 in einer starken Flasche senkrecht auf, deren Mündung durch einen zweifach durchbohrten Kork verstopft wurde. Die eine Bohrung nahm ein kurzes, den Kork nicht ganz durchsetzendes Glasrohr auf, an das aussen eine zum Saugen bestimmte und durch einen Quetscher leicht verschliessbare Kautschukröhre befestigt war. Die andere Durchbohrung nahm den einen Schenkel eines zweimal rechtwinklig gebogenen Rohres auf,

---

1) l. c. p. 368.

dessen anderer Schenkel in eine grosse, mit Wasser erfüllte Krystallisirschale tauchte, in welcher eine kleine mit Quecksilber erfüllte Schale stand.

Als anzunehmen war, dass der ganze so vorgerichtete, völlig luftdicht schliessende Apparat die Temperatpr des Versuchsraumes angenommen hatte, wurde das Wasser aus der Schale rasch in die Flasche gesaugt, der Quetscher dann geschlossen und der äussere Schenkel des doppelt gebogenen Rohres ohne aus dem Wasser zu fahren, in die Quecksilberschale getaucht.

Nun sogen sich die Holzstücke rasch an und quollen hierbei stark auf. Es trat aber während dieses Vorganges ebensoviel Luft aus ihnen aus, als Wasser eingesogen wurde und das Quecksilber stieg nicht im gebogenen Rohre auf, zum Beweise, dass die Hartig-schen Resultate thatsächlich durch einen negativen Druck der Holzluft bedingt werden, und dass die capillare Erfüllung der Gefässe kein (irgend erhebliches) Aufsteigen des Quecksilbers bedingen kann. Ein weiterer Beweis für alles Gesagte liegt in folgendem Versuche. Zu demselben wurden drei etwa 2—3 cm dicke Syringa-Stämme eines und desselben Strauches benutzt. Der eine wurde etwa einen Meter über dem Boden abgeschnitten und von der Schnittfläche des Stumpfes Wasser aufsaugen gelassen. Vom zweiten wurde ein etwa Meter langer Stab genommen, dessen eine Schnittfläche wohl versiegelt wurde, während der anderen ebenfalls Wasser zum Aufsaugen geboten wurde. Von dem dritten Stämmchen wurden etwa zwanzig 3—4 cm lange Stücke geschnitten und diese ganz ebenso behandelt, wie dies oben von den Buchenholzstückchen geschildert wurde, nachdem sie kurze Zeit an der Luft gelegen hatten. Es zeigte sich nun, dass im ersten Falle das Wasser mit einer Saugkraft von 28 cm gesogen wurde und im zweiten von 6 cm, während im dritten Falle keine Quecksilberaufsaugung stattfand. Dieser Versuch erklärt sich offenbar nur durch das Vorhandensein eines negativen Luftdruckes im Holze, der sich bei der verschiedenen Behandlung des Stammes verschieden stark ausgleichen konnte.

Dazu kommt noch, dass die von Stammstumpfen aufgesaugten [illegible] oft so gross sind, dass sie im Stumpfe selbst gar [illegible] Platz haben können und daher noch weniger durch einfache [illegible]-Einsaugung in die Gefässe verbraucht werden können.

Bei einem am 22. November 1878 angestellten Versuche, der 12 Tage dauerte, zeigte sich folgendes Resultat. Von einem aus mehreren Stämmchen bestehenden Syringa-Strauche wurde ein direkt aus dem Boden kommendes so abgeschnitten, dass der Stumpf 98 cm lang war. Um die Rinde auszuschliessen, wurde unterhalb der Schnittfläche ein schmaler Rindenring weggenommen und die Wunde wohl verklebt. Die mittlere Dicke des Holzkörpers des Stumpfes betrug 1,8 cm und daher das Lumen desselben 245 ccm; nachdem nun eine mit Wasser erfüllte, mit einem engröhrigen, doppelschenkeligen Manometer verbundene Kugel aufgesetzt ward, saugte der Stumpf während der nächsten 10 Tage 260 Cubikcentim. Wasser auf; nachdem dies geschehen war, dauerte es zwei Tage, bis das Manometer auf Null gesunken war, weil die Rinde ausgeschlossen war, die bei den gewöhnlichen Versuchen das rasche Sinken des Quecksilbers bewirkt. Die maximale Saugkraft betrug 11—12 cm Quecksilber und war daher nicht gross. Es ist klar, dass selbst ein doppelt so grosser Stumpf die genannte Wassermenge nicht hätte aufsaugen können, und dass noch weniger die capillare Wirkung der Gefässe dieses Resultat herbeiführen konnte. Da der Stumpf sich schon vor dem Versuche als wasserreich erwies und wenigstens 40 bis 50 pCt. Wasser enthielt, so ist es gar nicht anders denkbar, als dass der grössere Theil der aufgesaugten Wassermenge in die im Boden befindlichen Wurzel- und Stammtheile überging und wahrscheinlich sogar in andere Stämmchen desselben Strauches.

Indem nämlich der Versuchs-Stumpf viel Wasser aufsaugte, musste der negative Druck in ihm von der Schnittfläche aus sinken und daher die unterirdischen Stammtheile, sowie die damit in Verbindung stehenden anderen Stämmchen, mit grösseren negativen Drucken saugend auf die unter einem höheren Drucke stehenden Wassermengen des Versuchs-Stumpfes wirken.

Genau dasselbe beweisen auch die gefässlosen Gymnospermen, welche ebenfalls Wasser absorbiren bei Ueberwindung von 20 cm. Bei diesen kann keinesfalls eine capillare Aufsaugung von Wasser in Gefässe bei der grossen Saugwirkung im Spiele sein, da eben letztere fehlen.

2. Bemerkungen über die Beurtheilung des wahren Werthes des negativen Druckes aus der Grösse des Aufstieges des Quecksilbers in den Gefässen.

Ich habe in meiner Dissertation auseinandergesetzt, dass der negative Druck in einer Röhre grösser sein muss, als die Steighöhe des Quecksilbers, das beim Oeffnen derselben unter dieser Flüssigkeit eintritt.

Hierbei wurde aber die senkrechte Lage der Röhre während des Eintrittes des Quecksilbers angenommen.

Bei den Versuchen über den negativen Druck der Gefässluft, wie man sie gewöhnlich im Freien anstellt, trifft jedoch diese Bedingung nicht zu, indem der Zweig im Momente des Abzwickens unter Quecksilber, gewöhnlich eine Neigung von etwa 30° hat.

Es ist nun selbstverständlich, dass das Quecksilber unter sonst gleichen Umständen um so weiter in den Gefässen vordringen wird, je mehr der Zweig von der senkrechten Lage abweicht. Es wäre daher ganz gut möglich, dass bei thatsächlichen Versuchen bei sehr geneigter Lage des Zweiges die Steighöhe des Quecksilbers grösser ausfällt, als der negative Druck, und daher der an dieselbe geknüpfte Schluss, der auf das gerade Entgegengesetzte hinausläuft, unrichtig ausfällt.

Diesen Umstand hatte ich schon in der erwähnten Schrift sehr wohl beachtet, glaubte ihn aber auf eine sehr einfache Art unschädlich gemacht zu haben. Ich bemerkte nämlich, dass in einer engen Glascapillare aufgesogenes Quecksilber schon durch sein eigenes Gewicht hinabsinkt und überhaupt ungemein beweglich ist, während das in, wenn auch viel weitere, Pflanzengefässe aufgestiegene Quecksilber so gut wie unbeweglich ist. Wenn man ein Eichenzweigstück, in das das Quecksilber selbst 40 cm aufgestiegen war (bei einer gegen den Horizont mit 30° geneigten Lage), senkrecht aufstellt, so fliesst, auch wenn die Gefässe oben offen bleiben, aus den unteren Querschnitten der Gefässe kein Quecksiber aus. Erst wenn der Zweig durch Trocknen zu schwinden beginnt, wird ein Theil des Quecksilbers aus demselben herausgepresst. Daraus zog ich nun den Schluss, dass der Reibungswiderstand, den das Quecksilber, wollte es sich abwärts bewegen, an den Gefässwänden erleidet, so

gross sei, dass die ganze Quecksilbersäule durch denselben getragen werde, d. h. dass derselbe grösser sei, als der Druck von Quecksilbersäulen, von der Höhe der in den Gefässen enthaltenen. Wenn nun trotz dieses enormen Reibungswiderstandes — schloss ich — die Quecksilberfäden in den Gefässen über 40 cm weit hinauf gezogen werden konnten, so muss der nach der Injektion noch restirende negative Druck noch grösser sein, als der durch die in den Gefässen enthaltenen Quecksilbersäulen in aufrechter Stellung ausgeübte Druck angiebt. Denn das Quecksilber muss in ein Gefäss so lange eindringen, bis Druck und Reibungswiderstand der eingesogenen Säule zusammen eben so gross sind, wie der restirende negative Druck.

Diese gemachten Schlussfolgerungen, welche vollständig richtig erscheinen, und daher auch bisher noch keinen Widerspruch erfahren haben, sind aber sehr leicht ad absurdum zu bringen und zwar auf folgende Art:

Es ist eine im Sommer bei Ailanthus, Robinia, Aristolochia Sypho, Vitis etc. sehr leicht zu machende Erfahrung, dass das Quecksilber bis über 50 cm weit aufsteigt, beim Abschneiden unter demselben. Es muss daher bei diesen Gewächsen durch den (nach der Injektion) restirenden negativen Druck mindestens eine schon 50 cm lange Quecksilbersäule bewegt worden sein, nach obigem. Da nun der Reibungswiderstand dieser 50 cm langen Säule grösser als 50 cm sein muss und ferner der Druck derselben nach abwärts bei Annahme einer Neigung derselben von 30° grösser als 25 cm sein muss, so muss der restirende negative Druck mindestens 75 cm betragen. Ist nun der capillare Widerstand 10 cm gross, so erhalten wir 85 cm Saugung, was einfach widersinnig ist. —

Wenn nun die obige, scheinbar ganz selbstverständliche Erklärung unrichtig ist, so muss in derselben ein Fehler existiren, und können ferner die gewöhnlich erhaltenen Zahlenangaben über den negativen Druck nicht ohne Weiteres als Minimalmasse für denselben angesehen werden, wie ich dies bisher widerspruchslos that.

Es treten daher zwei Fragen heran, deren Lösung die Aufgabe dieses Abschnittes bildet. Nämlich:

1) In welchem Verhältnisse stehen die Steighöhen des Queck-

silbers in stark geneigten Zweigen zu dem wahren negativen Drucke der Gefässluft? und

2) Worin liegt die Ursache, dass bis über 50 cm hohe Quecksilbersäulen durch den restirenden negativen Druck in den Gefässen noch weiter bewegt werden können, während dieselben (scheinbar) einen grösseren Widerstand repräsentiren, als ihre Höhe anzeigt?

Die Lösung der letzteren, principiellen Frage liegt in der Art der Bewegung des Quecksilbers — und von Flüssigkeiten überhaupt — in Capillaren.

Wenn sich irgend eine Flüssigkeit in einer Capillare bewegt, so geschieht dieses nicht in der Art, dass sie sich als Ganzes — wie ein cylindrischer fester Stab, der sich unmittelbar an der Wandung der Capillare reibt — fortschiebt, sondern, während die äusserste unmittelbar der Wandung der Capillare anliegende Schicht derselben ganz oder fast ganz unbeweglich bleibt, bewegen sich die übrigen, weiter nach innen gelegenen Schichten der Flüssigkeit um so rascher, je näher sich dieselben der Axe der Capillare befinden. In dieser findet die rascheste Strömung statt. Man kann sich die in der Capillare in Bewegung befindliche Flüssigkeit als aus einer grossen Zahl von in einander geschachtelten Cylindern bestehend denken, deren äusserster die Innenwandnng der Capillare anliegt. Während nun dieser völlig ruht, bewegen sich die nächsten kaum merklich und die innersten mit relativ, z. B. 100 mal, grösserer Geschwindigkeit.

Die Ursache, warum sich die äusserste Schichte nicht oder fast nicht bewegt, liegt einfach in der Adhäsion derselben an der Innenwandung der Capillaren. Ich brauche wohl kaum zu bemerken, dass auch bei stattfindender capillarer Depression eine Adhäsion der Flüssigkeit an der Wandung der Capillaren stattfindet, und rührt die Depression nur davon her, dass die Cohäsion der Flüssigkeit grösser als jene Adhäsion ist. Findet das Umgekehrte statt, so erfolgt eine capillare Ascension. Das Quecksilber adhärirt an feuchtem und trocknem Holze und an Glas, und trotzdem erleidet dasselbe in Holz und Glascapillaren eine Depression, weil seine Cohäsion grösser als die Adhäsion an Glas und Holz ist.

Die Art und Weise, wie sich nun ein abgerissener Quecksilberfaden in einer Glascapillare bewegt, kann man leicht mit einer Lupe

beobachten und wird durch Fig. 8 dargestellt. Wenn man die Mitte eines solchen sich bewegenden capillaren Fadens beobachtet, so erscheint derselbe trotz der sich durch die Verschiebung seiner Enden kundgebenden Bewegung völlig starr, weil man nur die in der That unbewegliche, an der Glaswandung adhärirende, äusserste Schichte desselben sieht. Am oberen Ende des Fadens stürzt das Quecksilber fortwährend gegen die Mitte zu ein und löst sich von der Wandung ab, läuft nun rasch längs der Axe des Fadens hindurch und gelangt am unteren Ende des Fadens an, sich hier wieder allseitig ausbreitend und an die Wandung anlegend. Die Quecksilbertheilchen, welche sich erst an dem oberen Ende des capillaren Fadens befanden, eilen rasch dem unteren Ende desselben zu, sich in einer Quecksilberröhre bewegend. Die Bewegung des Fadens geschieht daher nicht durch Sinken desselben als Ganzes, sondern dadurch, dass derselbe am oberen Ende verkürzt wird und am unteren verlängert. Es kommt daher keine Reibung an den Wänden der Capillare in Betracht. Der in Fig. 8 schematisch dargestellte Längsschnitt einer Glascapillare, mit dem Quecksilberfaden *ko ku*, zeigt, durch Pfeile von verschiedener Länge angedeutet, die Richtung und Stärke der Bewegung an den verschiedenen Stellen. Je länger ein Pfeil ist, desto rascher ist die Bewegung des Quecksilbers in der Gegend seiner Spitze. Man sieht, wie sich das Quecksilber oben gewissermassen einstülpt und sich unten ausstülpt, und wie sich dasselbe um so rascher bewegt, je näher der Mitte der Capillare.

Es ist nun klar, dass sich die Säule nur dann wird abwärts bewegen können, wenn das Quecksilber bei *ko* einsinken kann, d. h. wenn sich dasselbe oben (bei *a*) von der Wandung abzulösen im Stande ist. Dies wird aber von zwei Umständen abhängig sein, nämlich von der Grösse der Adhäsion und dem Gewichte der Flüssigkeitssäule. Beide dieser Grössen sind selbstverständlich bei verschiedenen Körpern sehr verschieden und hängen noch dazu von der Weite der Capillare ab. Je grösser diese ist, desto schwerer wird die Flüssigkeitssäule und desto leichter wird daher die Adhäsion bei *a* überwunden. Macht man daher die Capillare genügend weit oder eng, so müssen sich für jede Flüssigkeit Weiten finden lassen, bei welchen ein Sinken oder Nichtsinken derselben eintritt. Während

in gewöhnlichen Glascapillaren Quecksilber von selbst sinkt, ist dasselbe in sehr engen ganz unbeweglich.

Da nun die Flüssigkeitssäule nicht nur ganz oben (Fig. 8 bei *a*) adhärirt, sondern an der ganzen Wandung (zwischen *a* und *b*), sie also überall festgehalten wird, so ist es klar, dass es bei der Beurtheilung des Gewichtes der Säule wenig oder gar nicht auf die Länge ankommt, als vielmehr auf die Dicke derselben. Hiermit stimmt die Thatsache überein, dass selbst 50—60 cm lange Quecksilbersäulen in Gefässen unbeweglich sind, ebenso wie nur wenige Millimeter lange.

Wenn nun in Folge des negativen Druckes der Gefässluft beim Abschneiden von Zweigen unter Quecksilber, dieses in die capillaren Gefässe eindringt, so geschieht dies nach dem Gesagten etwa so, wie es die Fig. 7 zeigt. Man ersieht aus dieser Figur, dass das Quecksilber bei Eindringen an der Wandung keine Reibung zu überwinden hat. Es bildet sich ein fast bewegungsloser Wandbeleg *n*, dessen äusserste Schichte völlig ruht und sich oben (bei *o*) durch das in der Axe ohne merkliche Reibung nachströmende Quecksilber ergänzt.

Es ist klar, dass in Folge dessen das Quecksilber beim Einströmen, ausser der capillaren Depression, d. h. dem Gegendrucke der convexen Kuppe, keinen weiteren Widerstand zu überwinden hat, namentlich keine Reibung an den Gefässwandungen. Es kommt nur die i n n e r e jedenfalls ganz minimale Reibung des Quecksilbers in Betracht.

Ist aber das Quecksilber einmal eingedrungen, so kann es nicht zurück, ohne die Adhäsion bei *o* zu überwinden. Da nun diese Adhäsion an den feuchten Gefässwandungen sehr stark ist, so genügt der Zug der ganzen Quecksilbersäule nicht, sie zu überwinden. Dieses ist die Ursache, warum das Quecksilber nach Oeffnung der Gefässe über *o* nicht zurücksinken kann, selbst dann, wenn die Gefässe in Quecksilber eintauchen. Da, wenn letzteres nicht stattfindet, sich an den unteren Enden der Gefässe ebenfalls Quecksilberkuppen bilden, die einen aufwärts wirkenden Druck ausüben, so kann nach der Herausnahme der unteren Schnittfläche aus dem Quecksilber um so weniger ein Ausfliessen des aufgesogenen Metalls stattfinden, je grösser die capillare Depression des Quecksilbers ist, d. h. je enger das Gefäss ist.

Aus allem Gesagten ergiebt sich die fast paradox erscheinende Thatsache, dass das Quecksilber zwar sehr leicht in die Gefässe eindringen kann, einmal eingedrungen aber nur sehr schwer, d. h. mit Ueberwindung grosser Widerstände zurückzusinken vermag.

Hiermit ist aber auch der obige, scheinbar unbegreifliche Widerspruch gelöst.[1])

Zur Illustrirung des Gesagten habe ich mit Aristolochia Sypho, Ampelopsis und anderen Pflanzen Versuche gemacht, die sich nur auf die gegebene Art erklären lassen und sämmtliche übereinstimmende Resultate ergaben.

Ich nahm ein 13 cm langes, centimeterdickes Stammstück von Ampelopsis und presste durch dasselbe Quecksilber. Da zeigte sich, dass bei einem Drucke von 20 cm, von der oberen Schnittfläche aus gerechnet, sehr viel Quecksilber aus einigen (10—12) Gefässen austrat. Selbstverständlich hat das Quecksilber beim Eintreten in die Gefässe den capillaren Widerstand (capillare Depression) zu überwinden. Dieser beträgt für die weitesten Ampelopsis-Gefässe 8 cm Qu. Bei den engeren Gefässen ist derselbe viel grösser und dies ist die Ursache, warum nicht aus allen Gefässen oben Quecksilber austritt. Es kann nur aus jenen austreten, wo der capillare Widerstand kleiner als 20 cm. ist. In Folge dieses Quecksilberaustrittes aus der oberen Schnittfläche sank der Druck allmälig auf 8 cm, d. h. der Quecksilberspiegel in der Röhre stand dann 8 cm höher als die obere Schnittfläche des Ampelosis-Triebes. Mit dem Sinken trat immer weniger Quecksilber durch den Zweig und zuletzt nur mehr aus einem Gefässe: dem weitesten. Durch das weiteste Gefäss drang also so lange Quecksilber, bis der Druck so klein wie der

---

1) Aber auch der Umstand ist hierdurch festgesetzt, dass die von mir beobachteten capillaren Quecksilbersäulen in Gefässen von 50—60 cm Länge thatsächlich continuirlich sind, d. h. nicht in mehrere Stücke zerrissen. Nach der Art des Einströmens des Quecksilbers kann ein solches Zerreissen gar nicht eintreten. Ferner müsste nach Obigem sofort nach dem Zerreissen ein Stillstand in der Bewegung des Quecksilbers eintreten, da wir es dann mit einer beiderseits abgerissenen Säule zu thun hätten, die nur nach Ueberwindung der Adhäsion am unteren Ende derselben fortbewegt werden könnte. Ohne indessen noch von obigen Thatsachen und Schlussfolgerungen Kenntniss zu haben, hatte ich mich durch direkte Beobachtung von der Continuität der mehrfach erwähnten langen Quecksilbersäulen überzeugt.

capillare Widerstand desselben wurde, d. h. während des Durchdringens des Quecksilbers durch das Gefäss war kein Widerstand zu überwinden. Selbstverständlich war dies auch bei den anderen Gefässen der Fall, bei welchen schon bei höheren Ueberdrucken als 8 cm das Austreten von Quecksilber aufhörte; bei diesen ist eben der capillare Widerstand grösser.

Wenn man nun dieses 13 cm lange Ampelopsis-Zweigstück, dessen weiteste Gefässe ganz mit Quecksilber injicirt sind, aufrecht in Luft hält, so dringt aus demselben kein Quecksilber heraus; es ist also der Druck der 13 cm langen Quecksilbersäulen in den Gefässen durch die Adhäsion der ersteren an den Wänden aufgehoben.

Presst man nun durch dasselbe injicirte Zweigstück Luft bei einem Drucke von 35 cm, so zeigt sich, dass selbst bei diesem Drucke die Quecksilbersäulen unbeweglich sind, und dass die Luft nur aus einigen der engsten Gefässe austritt, bei welchen keine Injektion stattgefunden hatte, da ihre capillaren Widerstände gegen Quecksilber grösser als 20 cm waren.

Man sieht also, dass Quecksilbersäulen von 13 cm Länge, die bei 35 cm Druck unbeweglich sind, wenn sie mit einer grossen nicht capillaren Quecksilber-Masse zusammenhängen, noch bei einem Drucke von 8 cm. Quecksilber durchtreten lassen. Diese 8 cm sind aber nicht anders als der capillare Widerstand, woraus hervorgeht, dass, wenigstens bei weiten Gefässen beim Eindringen von Quecksilber von einer grösseren Masse desselben aus in jene, die Reibung während der Bewegung in den Gefässen so gut wie nicht existirt.

Ebenso wenig wie die 13 cm langen Quecksilbersäulen in den Gefässen durch Luft von einem Ueberdrucke von 35 cm verdrängt werden können, geschieht dieses durch unter demselben Druck in den Zweig eingepresstes Wasser.

Aus diesem Versuche, der mit jedem kurzen Zweigstücke leicht gelingt, geht offenbar, was die thatsächlichen Resultate betrifft, genau dasselbe hervor, was oben auf Grund bekannter physikalischer Thatsachen abgeleitet und erklärt wurde.

Nachdem nun durch alles Gesagte sicher gestellt ist, dass das Quecksilber beim Eindringen in die Gefässe, von der capillaren

Depression abgesehen, keinen merklichen Widerstand zu überwinden hat, so ist es klar, dass die Neigung des Zweiges während des Abzwickens desselben unter Quecksilber von wesentlichem Einflusse auf den Werth des Versuchsresultates sein muss. Sobald der Zweig während des Abschneidens unter Quecksilber sehr geneigt ist, kann das keinen besonderen Widerstand findende Quecksilber leicht so weit steigen, dass die Steighöhe um die capillare Depression vermehrt, bedeutend grösser wird, als der wahre negative Druck.

Mit der Untersuchung dieses Punktes wenden wir uns zugleich zur Beantwortung der ersten der oben gestellten beiden Fragen.

Um diese endgiltig lösen zu können, ist es nothwendig, mit mathematischer Schärfe die Grösse des bisher angenommenen Werthes für den negativen Druck (Steighöhe plus capillare Depression) im Verhältnisse zu dem wahren Werthe desselben bei verschiedener Lage des Zweiges während des Versuches festzustellen, was, so weit dies mir möglich war, im Folgenden geschehen ist.

Es bezeichnen von den drei Grössen n_1, n_2 und n_3, die letztere (n_3), den wahren negativen Druck; n_2 sei der mit Hülfe des Mariotte'schen Gesetzes so berechnete negative Druck, dass auf die schiefe Lage des Zweiges beim Abschneiden keine Rücksicht genommen ist.

Wenn nun c der capillare Widerstand ist, q die thatsächliche Steighöhe des Quecksilbers, α der Neigungswinkel des Zweiges beim Abschneiden unter Quecksilber, und l die Länge der Gefässs von der Schnittfläche an gerechnet, so sei $n_1 = q + c$, d. h. einfach jene aus der Summirung des capillaren Widerstandes und der Steighöhe entstehenden Grösse, welche bisher unter allen Umständen als Minimalgrösse für den wahren negativen Druck angesehen wurde. Die Werthe von n_2 und n_3 lassen sich, wie folgt, leicht berechnen.

Man hat für n_2 die Proportion (durch Anwendung des Mariotte-schen Gesetzes):

$$l : l - q = 76 - q - c : 76 - n_2, \text{ und daraus}$$

$$n_2 = 76 - \frac{(l - q)(76 - q - c)}{l};$$

ferner für n_3:

$$l : l - q = 76 - q \sin \alpha - c : 76 - n_3 \text{ und}$$

$$n_3 = 76 - \frac{(l - q)(76 - q \sin \alpha - c)}{l};$$

Der Werth von n_2 lässt sich auch so schreiben:

$$n_2 = q + c + \frac{q\,(76 - q - c)}{l}.$$

n_2 wurde unter Nichtberücksichtigung des Neigungswinkels α ausgerechnet, d. h. unter der Annahme, dass der Zweig senkrecht stände während des Versuches. Es geht daher, wie man gleich sieht, n_2 aus n_3 hervor, wenn man in n_3 sin $\alpha = 90^0$ setzt. Es lässt sich hier nun leicht ganz allgemein zeigen, in welchem Grössenverhältnisse n_1, n_2 und n_3 zu einander stehen:

1. Da, wenn $\alpha = 90^0$ $76 > q + c$ sein muss und daher $76 - q - c > o$ ist, so ist $\frac{q\,(76 - q - c)}{l} > o$ und daher. n_2 immer grösser als $q + c$, also $n_2 > n_1$. Unter allen Umständen ist daher bei senkrechter Lage des Zweiges die Steighöhe (q), um den capillaren Widerstand (c) vermehrt, kleiner als der negative Druck.
2. Da bei n_3 der Winkel $\alpha < 90^0$ und $> 0^0$, so ist $1 > \sin\alpha > o$; daher ist $q \sin\alpha < q$ und $76 - q - c > 76 - q \sin\alpha - c$; daher ist bei n_2 das Subtractionsglied kleiner als bei n_3, und folglich $n_3 < n_2$. Berechnet man also den negativen Druck aus der bei schiefer Lage des Zweiges erhaltenen Steighöhe unter der Annahme, derselbe sei senkrecht gestanden, so erhält man unter allen Umständen ein zu grosses Resultat.
3. Da nun $n_1 < n_2 > n_3$ ist, so kann $n_1 \gtreqless n_3$ sein, d. h. der wahre negative Druck kann grösser, gleich oder kleiner als die Summe von Steighöhe und capillarem Widerstande bei schiefer Zweiglage sein.

Wenn der Unterschied

$$n_1 - n_3 = q + c - 76 + \frac{(l - q)\,(76 - q \sin\alpha - c)}{l} \gtreqless o, \text{ so ist } n_1 \gtreqless n_3;$$

daraus ergiebt sich leicht, dass wenn

$$l \gtreqless \frac{76 - q \sin\alpha - c}{1 - \sin\alpha}, \text{ so auch } n_1 \gtreqless n_3.$$

Man ersieht nun sofort, dass wenn

1. $\alpha = 90$, also $\sin \alpha = 1$ diese Bedingungsgleichung übergeht in $l \gtreqless \infty$ und $n \gtreqless n_2$; da nun l immer $< \infty$ ist, so muss (bei senkrechter Lage) $n_1 < n_2$ sein; was schon oben gezeigt wurde.

2. Wird $\alpha = o$, also $\sin \alpha = o$, so ist

   $l \gtreqless 76 - c$, $n_1 \gtreqless n_3$; d. h. bei horizontaler Lagerung des Zweiges muss das abgeschnittene Stück kürzer als $(76 - c)$ cm sein, wenn die Steighöhe um den capillaren Widerstand vermehrt (n_1), kleiner als der wahre Werth (n_3) ausfallen soll. Ist die Länge gleich $76 - c$, so ist $q + c = n_3$. Da man c, den capillaren Widerstand, leicht bestimmen kann, so kann man auch leicht den wahren negativen Druck finden, wenn man den Zweig horizontal unter Quecksilber abschneidet. Man braucht nämlich nur die Länge des abzuschneidenden Stückes gleich $76 - c$, also z. B. bei Quercus pedunculata 63 cm, bei Syringa 42 cm lang zu machen etc.

3. Hat nun der Zweig andere Lagen gegen den Horizont, so erhält man natürlich andere Bedingungsgleichungen.

Ist z. B. $\alpha = 30^{\circ}$, wie dies wohl meist der Fall ist, so ist $\sin \alpha = 1/2$ und sind die Bedingungsgleichungen

$$l \gtreqless 152 - q - 2\,c \text{ und } n_1 \gtreqless n_3.$$

Ist also z. B. $q = 0{,}3$ cm (also sehr gering) und $c = 4$ (also ebenfalls sehr klein) so ist $l \gtreqless 143{,}7$ cm und $n_1 \gtreqless n_3$. Ist daher bei 30° Neigung des Zweiges die Steighöhe $q = 0{,}3$ und der capillare Widerstand $c = 4$ cm, so muss das abgeschnittene Stück des Zweiges kürzer als 143,7 cm gemacht werden, da sonst $q + c$ grösser als der wahre negative Druck wird.

Für $q = 70$ cm und $c = 4$ wird, wenn $\alpha = 30^{\circ}$ $l \gtreqless 74$ cm. Ist daher die Steighöhe sehr gross, bei kleinem capillaren Widerstand, so muss das abzuschneidende Stück kleiner als 70—80 cm gemacht werden.

Ist $q = 20$, $c = 40$, so wird bei $\alpha = 30^0$ $l \gtreqless 52$ cm.

Ist $q = 0{,}3$ und $c = 40$, so wird bei $\alpha = 30^0$ $l \gtreqless 71{,}7$ cm.

Woraus hervorgeht, dass man unter allen Umständen das abzuschneidende Stück kleiner als 152 cm. machen müsse und in der Regel kleiner als 70 cm.

Ist nun die Neigung des Zweiges grösser als 30°, so kann man die abzuschneidenden Zweigstücke länger als 70 cm machen, ohne sich der Gefahr auszusetzen, mit $q + c$ andere als Minimalwerthe für den negativen Druck zu haben. Ist aber der Winkel α noch kleiner als 30°, was bei langen dünnen Zweigen sehr häufig der Fall ist, so müssen die abzuschneidenden Zweigstücke noch kleiner ausfallen. Denn z. B. für sin $\alpha = {}^1/_4$, d. h. α = etwa 14 15° wird

$$l \gtreqless \frac{304 - q - 4c}{3} \text{ und } n_1 \gtreqless n_3.$$

Da nun c immer grösser als 4 cm ist, so wird $\frac{304 - q - 4c}{3} <$ $\frac{304 - q - 16}{3}$, d. h. $\frac{304 - q - 4c}{3} < 96 - \frac{q}{3}$. Wenn daher $l < \frac{304 - q - 4c}{3}$ ist, so ist l umsomehr kleiner als $96 - \frac{q}{3}$; d. h. bei einer Neigung von 14—15° muss das abzuschneidende Stück unter allen Umständen kleiner als 96 cm sein. Sind q und c, oder eines von beiden sehr gross, so muss l natürlich noch viel kleiner werden, wenn $q + c$ einen brauchbaren Werth, d. h. einen solchen, der sicher kleiner ist als der wahre negative Druck, bilden soll, z. B.:

a) Ist bei α = 14—15°, sin $\alpha = {}^1/_4$, $q = 0{,}3$ u. $c = 4$, so muss $l < 95{,}9$ cm,

b) - - - - - - $q = 70$ u. $c = 4$, - - $l < 72{,}6$ cm,

c) - - - - - $q = 20$ u. $c = 40$, - - $l < 41{,}3$ cm,

d) - - - - - - $q = 0{,}3$ u. $c = 40$, - - $l < 47{,}9$ cm sein.

Man sieht also, dass man gut thut, bei sehr flacher Neigung des Zweiges das Stück sehr kurz abzuschneiden, etwa 40—50 cm.

Ich brauche kaum hier darauf aufmerksam zu machen, dass alle

die Zahlen und Folgerungen unter der Annahme festgestellt wurden, dass das Quecksilber während des Eindringens und der Bewegung in den Gefässen beim Aufstiege keinen anderen Widerstand als den capillaren erleidet. Dies ist nach dem oben Auseinandergesetzten jedenfalls der Fall.

Nach dem Festgestellten erscheint es sehr zweckmässig, den Zweig senkrecht hinab zu biegen und nur ein kurzes Spitzchen desselben in einer geeigneten Schale, die mit Quecksilber gefüllt ist, abzuschneiden. Denn n_1 ist dann immer kleiner als n_2, mag der Zweig noch so lang sein. Man braucht also nur das proximale Zweigstück zu untersuchen, und sich c zu bestimmen, um sicher ein Minimum zu haben. Dieses Minimum hat noch den Vortheil, möglichst gross zu sein. Denn

$$n_2 - n_1 = \frac{q\,(76 - q - c)}{l}$$

Da nun im proximalen (mit dem Stamme während und nach dem Abzwicken in Verbindung bleibenden) Zweigstücke die Gefässe sehr lang sind, d. h. l sehr gross ist, so wird selbst dann, wenn q gross und c klein ist, der Unterschied $n_2 - n_1$ sehr klein ausfallen.

Aus allem Gesagten ergeben sich daher einige brauchbare Methoden, um in jedem Falle den negativen Druck der Gefässluft durch Abschneiden der Zweige unter Quecksilber annähernd genau zu bestimmen, und namentlich mit Sicherheit selbst bei schiefer Zweiglage zu grosse Werthe zu vermeiden.

Es wird meine Aufgabe sein, solche genauere Bestimmungen mit Hülfe des Auseinandergesetzten durchzuführen.

Ich brauche schliesslich kaum hervorzuheben, dass das Gesagte streng genommen nur dann gilt, wenn die Gefässe ganz lufterfüllt sind. Enthalten sie Wasser, so setzt man sich ohnehin nicht der Gefahr aus, für $q + c$ zu grosse Werthe zu erhalten, und erscheint daher für diesen Fall jede weitere Auseinandetsetzung überflüssig.

Auch ist als selbstverständlich vorausgesetzt, dass die Gefässe überall die gleiche Weite zeigen, d. h. cylindrische Röhren sind, was annähernd jedenfalls zutrifft, oder wenigstens so weit, dass die errechneten Resultate durch die vorkommenden Abweichungen der Gefässe von der Cylindergestalt nicht merklich beeinflusst werden.

3. Ueber die rasche Aufeinanderfolge hoher positiver und negativer Drucke in der Pflanze und deren Ursache.

Nachdem ich oben die Erklärung des Verhaltens des offenen Manometers bei den Hartig-Böhm'schen Wasseraufsaugungsversuchen gegeben und gezeigt habe, dass diese thatsächlich einen werthvollen Beweis für die negative Spannung der Holzluft liefern, sei zunächst bemerkt, dass das Gesagte nicht für die Hartig'schen Versuche mit dem geschlossenen Manometer gilt. Durch das Bohrloch werden hier ebenso wie bei den Versuchen mit offenem Manometer beide Luftsysteme geöffnet, und die aus denselben austretenden Luftmengen im Bohrloche vermengt. Bei nun abwechselnd eintretendem Saugen und Drücken muss einmal aus der Rinde Luft in das Holz gesaugt werden und dann wieder Luft und Flüssigkeit in die Rinde gepresst werden, während Hartig offenbar annahm, dass nur aus dem Manometer gesaugt oder nur in dasselbe gedrückt werde. Hartig war eben der Umstand nicht bekannt, dass beide Luftsysteme bei seinen Versuchen eine Rolle spielten.

Daraus geht hervor, dass sowohl die Angaben über die positiven als auch die negativen Drucke zu klein sein müssen.[1] Daher sind jedenfalls auch diese Versuche Hartig's von Werth.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle, wo ich meine Ueberzeugung von dem thatsächlichen Werthe der Hartig'schen Versuche ausspreche, darauf hinzuweisen, dass ein zweifelloses Resultat Hartig's die Auffindung der gewiss sehr merkwürdigen Thatsache ist, dass wenigstens gewisse Pflanzen (Hainbuche, Buche, Birke etc.) an demselben Tage, je nach der Tagesstunde, ein starkes Saugen oder einen bedeutenden Saftdruck zeigen. Die Druckunterschiede in demselben Manometer innerhalb 24 Stunden betragen je nach Umständen 20 bis 50 cm und mehr. Diese vollständig sichergestellte Thatsache ist ganz unaufgeklärt. Sachs scheint (nach einer Stelle in seiner Experimentalphysiologie p. 221 zu urtheilen) zu glauben, dass die Temperaturschwankungen der Baumluft und die damit verbundenen

1) Indem ich dieses sage, [illegible] meiner Dissertation p. [illegible] den thatsächlichen Angaben Hartig's [illegible] gross sind, etc.

Spannungsänderungen derselben hinreichen, die Thatsache hinlänglich erklären. Die betreffende Stelle lautet: „Die durch Erwärmung und Abkühlung bewirkten Aenderungen des Luftdruckes im Holze werden sich natürlich auch auf das Quecksilber und Wasser eines Manometers geltend machen, wenn letzteres einem Bohrloche des Stammes oder einem Querschnitte desselben aufgesetzt wird. Jede Temperaturerhöhung wird einen von innen her wirkenden Drucküberschuss unter Wasserausscheidung, jede Abkühlung eine Druckverminderung im Innern unter Wassereinsaugung zur Folge haben; es können sich diese Druckänderungen möglicher Weise an demselben Manometer geltend machen, welches zur Beobachtung der Wurzelkraft aufgesetzt wurde (vergl. z. B. Hartig, Bot. Ztg. 1861 p. 17).“

Es ist nun offenbar, dass diese Erklärung gar nicht zureichend ist, und somit die Hartig'sche Entdeckung völlig unerklärt und fast räthselhaft dasteht. Denn wenn eingeschlossene Luft von 20° C. auf 0° abgekühlt wird, so nimmt ihre Spannung von 76 cm nur auf 70,4 km ab, also nur um 5,6 cm; bei 10° C. Abkühlung oder Erwärmung beträgt die Ab- resp. Zunahme der Spannung nur 2,8 cm, bei 30° C. nur 8,4 cm. u. s. w., wie man sich leicht ausrechnen kann. Im höchsten Falle könnten daher im Freien die durch Temperaturschwankungen im Bauminnern hervorgebrachten Spannungsdifferenzen 6—7 cm betragen, meist dürften sie aber nur 2,5 bis 3,5 cm ausmachen. Völlig unmöglich ist es aber, dass durch diese Ursache positive Drucke von 20—30 cm in negative verwandelt werden. Dazu kommt noch, dass die Saugung gerade zu jenen Tagesstunden eintritt, wo bekanntlich im Baume die höchste Temperatur eintritt. Je nach der Dicke des Baumes oder der Tiefe, bis zu welcher der Thermometer eingesenkt ist, tritt in Bäumen das Maximum der Temperatur von 6 Uhr Abends bis 2 Uhr Nachts ein[1]). Hartig giebt nun an, dass bei seinen Versuchen die Saugung fast constant um 4—6 Uhr Nachmittags begann und bis 6—7 Uhr früh dauerte. Es ist klar, dass nach der Sachs'schen Erklärung sich die Sache gerade umgekehrt verhalten müsste.

---

1) Böhm und Breitenlohner: Die Baumtemperatur in ihrer Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissenschaft. Wien, 75. Bd. I. Abth. 1877 p. 9 u. 10.

Wohin kommen nun so plötzlich scheinbar die grossen durch den Wurzeldruck emporgeschafften Saftmengen?

Da an ein Zurücksaugen von den Wurzeln aus nicht gedacht werden kann, und ferner der Saft nicht verschwinden oder gebunden werden kann, so kann die Erscheinung nur durch die zugleich stattfindende Transpiration, in Verbindung mit Schwankungen des Wurzeldruckes erklärt werden.

Um diese paradoxen Erscheinungen zu verstehen, muss man sich vor Augen halten, dass bei mit Wasser ganz erfüllten Pflanzen resp. deren Holzkörper, schon eine ganz geringe Transpiration dazu genügt, um, wenn der Wurzeldruck während einiger Stunden aufgehört hat oder nur sehr gering geworden ist, bedeutende negative Drucke zu erzeugen. Denkt man sich eine mit Wasser ganz erfüllte geschlossene Röhre mit für Wasser leicht, für Luft aber nur schwer durchdringbaren Wänden, welcher durch molekulare, z. B. osmotische Kräfte, nur ein kleiner Theil des Wassers entzogen wird, so wird, da nur sehr wenig Luft eintreten kann, die Röhre nun mit Wasser und einer Luftblase von sehr geringer Spannung erfüllt sein. Die Röhre muss nun, trotzdem sie noch fast ganz mit Wasser erfüllt ist, einen grossen negativen Druck aufweisen.

Ganz anders muss sich aber eine Röhre mit ähnlichen Eigenschaften der Wandung verhalten, welche zur Hälfte mit Luft von atmosphärischer Spannung und zur Hälfte mit Wasser erfüllt ist. Wenn einer solchen Röhre auch die Hälfte ihres Wassers entzogen wird, so wird die negative Spannung ihres Luftinhaltes, auch wenn von aussen gar keine Luft eindringt, doch nur 26 cm ausmachen. Wenn nun in einer Pflanze (wie dies bei Birken, Hainen etc. der Fall ist) zu einer gewissen Tageszeit ein so starker Wurzeldruck stattfindet, dass das Wasser aus beliebigen Verletzungen, selbst bei dünnen Aesten unter grossem Drucke austritt, so muss dieser grosse von den Wurzeln ausgehende Wasserdruck alle Luft im Holze und besonders in den Gefässen vor sich herdrängen. Die Luft wird stark comprimirt und unter Umständen einen Druck von über 2 Atmosphären ausüben. In Folge dessen muss sie zum grossen Theile durch Diffusion nach aussen entweichen. Sie muss so lange entweichen, bis ihr Ueberdruck nur mehr gering ist, wie aus meinen Versuchen hervorgeht. S o l a n g e d a h e r e i n s t a r k e r S a f t d r u c k

im Holze stattfindet, muss in der Pflanze ein Luftdiffusionsstrom von innen nach aussen herrschen. In Folge des Wurzeldruckes wird daher das Holz luftärmer und wasserreicher. Es wird förmlich injicirt und die Luft zum grossen Theile hinausgepresst.

Nimmt nun der Wurzeldruck periodisch ab und findet zugleich Transpiration statt, so muss starke Saugung eintreten; denn nach dem oben Gesagten muss in einem sehr luftarmen Holze schon eine geringe Transpiration grosse Saugwirkungen hervorbringen.

Dass aber die Hartig'sche Thatsache, so sonderbar sie auch scheint, richtig ist, und daher die obige Erklärung, von der Richtigkeit des wesentlichsten Theiles derselben ich fest überzeugt bin, ihre Berechtigung hat, geht aus Folgendem hervor.

Ich fand, dass krautige Pflanzen ganz dieselbe Erscheinung zeigen, wie sie Hartig an Bäumen sah; nur tritt bei jeenen die Erscheinung viel deutlicher und unzweifelhafter auf.

Auf einer üppigen Wiese fand ich im Mai eines Morgens die meisten Blattspitzen der Gräser mit einem Tropfen klaren Wassers versehen, der bei der geringsten Erschütterung herabfiel. Derselbe ist, wie wohlbekannt, nichts anderes als in Folge der Wurzelkraft durch die ganze Pflanze und zwar speciell durch den Holzkörper in die Blätter gepresstes Wasser, welches an der Blattspitze durch einen Riss in der Epidermis austritt. In diesem Zustande war der Holzkörper sammt seinen Gefässen ganz mit Wasser injicirt. Die Luft war aus demselben zum grössten Theile verdrängt und hinausgepresst, und theilweise jedenfalls auch mit dem ausgetretenen Wasser entfernt worden. Die Luft und das Wasser befanden sich in einem Zustande positiven Druckes.

Um 2 Uhr desselben Tages zeigte sich in den Gräsern der Wiese ein erheblicher negativer Druck, indem sie, unter Quecksilber abgeschnitten, dasselbe in vielen Gefässen einige Centimeter weit aufsogen.

Dies ist offenbar dieselbe Erscheinung, wie sie Hartig bei den Weissbuchen fand.

Ob die Erscheinung den ganzen Sommer hindurch stattfindet, habe ich nicht untersucht. Ich weiss auch nicht, ob den Gefässen jener Gräser schon alles Wasser entzogen war: nöthig ist dieses

keineswegs, es genügt, dass ihnen nur ein Theil durch die Transpiration (als letzte Ursache) genommen wurde, damit sie schon einen erheblichen negativen Druck zeigen können, wie dies aus dem oben Gesagten klar hervorgeht.

Noch mehr: Bei jungen saftigen Gräsern ist es sogar leicht, dadurch, dass man ihre Transpiration hemmt oder verstärkt, künstlich positive und negative Drucke im Holze zu erzeugen. Junge 6—8 cm hohe Maispflänzchen zeigten im trocknen Boden einen erheblichen negativen Gefässluftdruck. Nun begossen und mit einer feuchten Glasglocke bedeckt, zeigten sie schon nach kurzer Zeit einen Wassertropfen an der Blattspitze[1]): also positiven Druck.

Diese Thatsachen beweisen nicht nur die Richtigkeit der Hartig-schen Resultate, sondern machen auch die Erklärung derselben unzweifelhaft. Noch mehr wird aber dies Alles durch folgende Versuche bekräftigt, die ich im Frühjahre bald nach Beginn des Knospenausschlages im Freien anstellte.

Als ich von einer Betula populifolia, deren Knospen noch geschlossen waren, einen etwa 2 cm dicken und $1^1/_2$ m langen Zweig abschnitt, blutete die Pflanze, offenbar war in derselben ein bedeutender positiver Druck vorhanden, denn auch aus der Schnittfläche des Zweiges trat Wasser aus. Selbst die dünnsten Zweige waren sehr wasserreich, so dass Schnittflächen derselben schon beim schwachen Biegen des Zweiges Wasser in grossen Tropfen, fast ohne Luftbläschen austreten liessen. Der Zweig war offenbar sehr luftarm und wasserreich. Ich stellte denselben nun in eine Schale mit Quecksilber, so dass die Schnittfläche etwa 2,5 cm unter dem Niveau des Quecksilbers stand. Der capillare Widerstand beträgt — der Weite der Gefässe nach zu schliessen — mindestens 15—20 cm Qu. Nichtsdestoweniger zeigte sich, dass dieser in Luft abgeschnittene, so wasserreiche Zweig, der offenbar nur sehr wenig transpirirte, da er noch in Knospen stand, das Quecksilber nach 24 Stunden in sämmtlichen Gefässen 1 cm weit oder noch weiter hinaufgesogen hatte. Die meisten davon waren 1—3 cm weit mit Quecksilber erfüllt, 5 über 5 cm weit und eines 11 cm weit. Ein ganz ähnlicher Versuch, mit einem eben solchen blutenden, noch in Knospen stehenden

1) Diese Thatsache an und für sich ist wohlbekannt.

Zweig von Acer pseudoplatanus angestellt, ergab, dass die meisten Gefässe 2—3 cm weit, etwa 300 5—6 cm und 5 Gefässe 13—14 cm weit nach 24 Stunden mit Quecksilber erfüllt waren.

Ein stark blutender Zweig von Betula carpinifolia von über Meterlänge und mit mehreren Seitenzweigen, wurde Mitte April um 11 Uhr Vormittags abgeschnitten und in Quecksilber (wie oben) gestellt. Nach einer Stunde schon zeigten sich sämmtliche Gefässe mit Quecksilber zum Theil erfüllt; allerdings meist nur 1—2 mm weit. Zur Untersuchung musste ein 5 cm langes Stück (von der Schnittfläche aus) abgeschnitten werden, während der so verkürzte Zweig wieder in das Quecksilber gestellt wurde. Nach weiteren zwei Stunden zeigten sich wieder fast alle Gefässe einige Millimeter weit mit Quecksilber erfüllt, einige bis 8 mm, einzelne bis 2,6 cm, viele 1 cm weit.

Ein anderer ganz ähnlicher Zweig von Betula carpinifolia wurde zur selben Zeit nach $3^1/_2$stündigem Stehen im Quecksilber untersucht. Er zeigte folgendes auffälliges Resultat: der ganze Querschnitt (d. i. alle Gefässe) bis über 1,5 cm weit mit Qu. injicirt, über 300 Gefässe 4—5 cm weit, über 50 Gefässe mehr als 8 cm weit, 2 Gefässe über 20 cm und eines 24 cm weit. Als ich diesen Zweig vom Baume schnitt, blutete er heftig, seine Knospen waren noch ganz geschlossen und das Wetter war trübe und kalt!

Als ich nun gleichzeitig genau dieselben Versuche mit Betula alba machte, welcher Baum seine Blätter früher entwickelt, als die genannten Arten, und wo daher schon junge Blätter und stäubende Kätzchen vorhanden waren, bei welchem Baume sich ferner daher beim Abschneiden der Zweige kein Bluten, sondern ein negativer Druck der Holzluft zeigte: da zeigte sich nirgend auch nur eine Spur von Aufsaugen des Quecksilbers, trotz vielfach wiederholter Versuche.

Diese Zweige waren wasserarm, während jene von Betula carpinifolia, Acer etc. auch nach Beendigung der Versuche noch von Wasser strotzten! Als ich die angeführten Versuche machte, erwartete ich, wie natürlich, gerade die entgegengesetzten Resultate und sah mit Staunen die wasserreichsten Zweige am meisten saugen. Nach dem Obigen kann sich die Sache gar nicht anders verhalten. Denn bei jenen Zweigen, die luftreich sind und bei welchen der

negative Druck nach dem Abschneiden in Luft Zeit hatte, sich auszugleichen, gehört schon eine sehr starke Transpiration hinzu, um die reichliche im Zweige vorhandene Luft von Atmosphärendrucke soweit ausdehnen, dass sie eine genügend grosse negative Spannung erhält, um Quecksilber in die Gefässe zu ziehen. Enthält aber der Zweig z. B. nur einen Cubikcentimeter Luft von Atmosphärendrucke, so genügt der Verlust von 2 ccm Wasser um eine negative Spannung von etwa 52 cm zu erzeugen. Bei 10 ccm Luftgehalt von 76 cm Spannung würde durch 2 grm. Wasserverlust in Folge Transpiration nur ein negativer Druck von 12,67 cm entstehen können, wobei überall vorausgesetzt ist, dass von aussen keine Luft eintritt, was, wie bereits auseinandergesetzt, auch annähernd zutrifft.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass gerade in den wasserreichsten Zweigen am leichtesten ein hoher negativer Druck entsteht und mithin dieser nicht in dem Sinne von dem Wassergehalte der Pflanze abhängig ist, dass, je grösser dieser ist, desto kleiner jener sein muss, wie man wohl annehmen möchte, sondern im gerade Entgegengesetzten.

Hiermit steht aber keineswegs im Widerspruche, dass gerade im Sommer, wo die Pflanzen wasserärmer sind, die grössten negativen Drucke vorkommen: denn auch in wasserarmen Holzkörpern müssen sehr ausgiebige Transpirationswirkungen sehr hohe negative Drucke zu erzeugen im Stande sein. Ferner ist hierbei zu bedenken, dass beim Messen der negativen Drucke bei grossem Wasserreichthum man nur wassererfüllte Manometer anwenden kann, welche immer viel zu niedrige Werthe angeben. Im höchsten Grade muss dies dann statthaben, wenn bei sehr grossem Wasserreichthum sehr grosse negative Drucke herrschen, welche selbstverständlich nur von kleinen Luftmengen ausgehen und daher beim Aufsaugen von nur wenig Wasser aus dem Manometer erheblich herabgedrückt werden müssen.

Ich habe die zuletzt besprochenen Versuche noch mit einer Reihe anderer blutender und nicht blutender Pflanzen gemacht, und immer zeigte es sich, dass gerade die wasserreichsten Zweige am leichtesten und stärksten saugten. Bei einem vom 7.—10. April im Garten ausgeführten Versuche, mit Zweigen, deren Knospen (mit Ausnahme von Prunus Padus) noch geschlossen waren, erhielt ich folgende Resultate. Die Zweige waren sämmtlich 1—2 m lang und

wurden gleich nach dem Abschneiden in Quecksilber gestellt, so dass die Schnittflächen 2 cm unter dem Niveau zu stehen kamen. Nach 50 Stunden wurden sie untersucht. Der capillare Widerstand beträgt selbst für die weitesten Gefässe (Ailanthus) mehr als 8 cm; bei den meisten Zweigen betrug derselbe aber 15—40 cm. Ein so hoher Druck musste überwunden werden, damit überhaupt Quecksilber eindringen konnte.

Bei den Zweigen, welche sich schon beim Abschneiden als wasserarm erwiesen, drang kein Quecksilber ein: Morus mauritiana, Tilia grandifolia, Ulmus campestris, Quercus pedunculata, Juglans regia, Syringa vulgaris. Die Zweige der letztgenannten Pflanze waren etwas wasserreicher, aber die Gefässe sind so enge, dass selbst ein entstehender negativer Druck von 30—35 cm nicht im Stande ist, Quecksilber einzusaugen.

Andere Zweige, seien es wasserreichere, seien es solche mit sehr weiten Gefässen, sogen wenig Quecksilber ein: Rosa rubiginosa (die meisten Gefässe 1—4 mm weit); Ailanthus glandulosa (sehr viele Gefässe $^1/_2$ mm weit, manche bis 3 mm); ebenso verhielten sich Celtis occidentalis, Fraxinus excelsior u. A.).

Viel mehr sog ein Prunus-Padus-Zweig ein: Einige Gefässe 5,5 cm und sehr viele bis über 1 cm weit.

Ein ganz ausserordentliches Ergebniss zeigte aber ein Zweig von Cornus mas, dessen Knospen geschlossen waren und dessen Wasserreichthum mir sofort auffiel. In allen Gefässen war das Quecksilber über 1 cm weit gedrungen. Eine Gruppe von 20 Gefässen war bis 6,8 cm injicirt, 20 Gefässe bis über 16 cm, 8 Gefässe über 30 cm, 4 Gefässe über 35 cm und 2 Gefässe über 45 cm. Ein Gefäss war aber mit einer continuirlichen Quecksilbersäule von 61,5 cm Länge erfüllt. Dies war nur möglich, wenn in dem Zweige nach dem Abschneiden ein hoher negativer Druck entstand, denn so lange derselbe sich am Baume befand, zeigte er beim Abschneiden unter Quecksiber keinen negativen Druck. Im Gegentheil blutete die Schnittfläche des Aststumpfes etwas. Es stand daher der Zweig, so lange er am Baume war, unter einem positiven Drucke. Kurz nach dem Abschneiden genügte schon die schwache Transpiration des noch blattlosen Zweiges, um einen so erheblichen negativen

Druck zu erzeugen, was sich nur mit Hülfe des oben Auseinandergesetzten erklärt.

Bei Zweigen, die beim Abscheiden einen positiven Druck aufweisen, kann nur die angegebene Ursache das Verhalten beim Einstellen in Quecksilber bestimmen. Bei solchen jedoch, die schon anfänglich einen negativen zeigten, kommt aber noch eine andere Ursache hinzu, welche einen negativen Druck an der Schnittfläche erzeugt.

Schneidet man nämlich einen solchen Zweig ab, so erfolgt sofort der Druckausgleich an der Schnittfläche; bleibt nun der Zweig an der Luft liegen, so pflanzt sich dieser Ausgleich allmälig nach innen fort, bis schliesslich die gesammte Zweigluft unter dem Atmosphärendrucke steht. Etwas ganz anderes muss aber geschehen, wenn man das Schnittende unter Quecksilber taucht und auf diese Weise den Ausgleich unterbricht. Geschah dies z. B. nach 5 Minuten, so hatte sich der Druckausgleich von der Schnittfläche aus etwa 10—15 cm weit fortgepflanzt, während der ganze übrige Theil des Zweiges noch unter einem negativen Drucke steht, der allerdings nicht mehr so gross wie der ursprüngliche ist. In diesem Zweige befindet sich die Luft des Holzkörpers in einem geschlossenen Raume ungleichmässig vertheilt, und es muss sich der Ausgleich fortsetzen, ohne dass von der Schnittfläche weiter Luft eintreten kann. Die Folge davon wird sein, dass zuletzt (von der Transpirationswirkung abgesehen) der ganze Zweig gleichmässig mit verdünnter Luft gefüllt ist und daher an der Schnittfläche wieder ein negativer Druck herrscht. Dieser muss (wie leicht verständlich ist) geringer sein, als der ürsprünglich im Zweige vorhanden gewesene, und kann daher nie hohe Werthe erreichen und sich deshalb mit den aus der oben besprochenen Ursache entstehenden nicht vergleichen.

Ich führe nun noch einige im Frühjahre ausgeführte Quecksilber-Aufsaugungsversuche zur weiteren Bekräftigung des Gesagten an.

I. Am 10. April wurden 1—2 m lange Zweige in Luft abgeschnitten und deren Schnittfläche 2,5 cm tief unter Quecksilber getaucht. Nach 24 Stunden untersucht zeigte sich das Quecksilber verschieden hoch hinaufgesogen und zwar:

1. Quercus pedunculata, Knospen geschlossen; viele Gefässe 1—2 mm weit, manche 2,5 mm weit.
2. Pyrus Malus, Knospen offen und zur Zeit der Untersuchung schon etwas welk; fast alle Gefässe 1—2 mm weit, zahlreiche 1—2 cm weit; 4 über 5 cm und 2 über 8 cm weit. Die Gefässe sind hier sehr enge.
3. Sorbus Aucuparia, Knospen geschlossen. Einige Gefässe 1 mm weit.
4. Pyrus communis, die meisten Gefässe 1—2, manche 3 mm weit.
5. Fraximus pallida, Knospen geschlossen, zahlreiche Gefässe bis 3 mm weit.
6. Cornus mas, sehr zahlreiche Gefässe 1 mm weit, einzelne 7 mm.
7. Cytisus Laburnum, Knospen halb offen; gar kein Quecksilber stieg auf.
8. Vibernum Lantana, Blätter schon entwickelt, die meisten Gefässe 1 mm weit.
9. Staphylea pinnata, Knospen oben aufgesprungen. Alle Gefässe bis auf 10 cm weit injicirt, sehr zahlreiche über 20 cm weit, 25 über 27 cm und 7 über 33 cm weit injicirt! Der Zweig schien sehr saftreich.
10. Prunus Padus, Blätter entwickelt, fast kein Aufsteigen des Quecksilbers.
11. Syringa vulgaris, verhielt sich ebenso.
12. Cornus mas. Ein Theil des Querschnitts 1—2 mm weit, einzelne Gefässe 2 cm weit, andere bis 10 cm.
13. Lonicera tatarica, Sambucus nigra, Philadelphus coronarius saugten kein Quecksilber.
14. Evonymus europaeus, Blätter halb entfaltet. Zahlreiche Gefässe 1—2 mm weit, viele 3—4 cm und einzelne über 15 cm weit.
15. Cornus mas. Alle Gefässe bis 10 cm weit injicirt; 60 Gefässe über 25 cm weit, 35 über 35 cm weit voll Quecksilber und 2 Gefässe über 57 cm weit.

II. Am 17. April machte ich einen ähnlichen Versuch mit sehr günstigen Ergebnissen.

1. Corylus Avellana, Knospen halb geschlossen, viele Gefässe bis 1 cm weit, einzelne 5,5 cm weit.
2. Cornus sanguinea, Knospen eben aufgesprungen, fast alle Gefässe 2—3 mm weit, 50 Gefässe über 5 cm, 20 über 16 cm, 3 über 32 cm und 2 über 40 cm weit mit Quecksilber erfüllt.
3. Sorbus Aria, Knospen geschlossen, zahlreiche Gefässe 1 bis 3 cm, 30 über 5—9 cm weit voll.
4. Rosa pimpinellifolia, Blätter halb entwickelt, nur wenige Gefässe mit Quecksilber erfüllt, aber einige davon über 10 cm weit.
5. Viburnum Lantana, Blätter halb entwickelt, fast alle Gefässe des äussersten Jahrringes 1 mm weit voll, viele 3 bis 4 mm weit.
6. Sambucus nigra, Blätter noch jung, sehr viele Gefässe 2 bis 3 cm weit, manche 7,5 cm weit voll.

Bei dem Versuche I war es trübe und kalt, bei dem Versuche II hingegen angenehm warm, daher bei ihm auch eine stärkere Transpiration und Saugung.

Ich brauche kaum zu bemerken, dass, wenn die zu den Versuchen benutzten Zweige an der Pflanze geblieben wären, in ihnen nicht so hohe negative Drucke hätten entstehen können, wie bei den gemachten Versuchen, bei welchen ihnen der Wassernachschub von unten her fehlte; woraus hervorgeht, dass im Allgemeinen die Quecksilberaufsaugungsversuche grössere Werthe ergeben, als unter sonst gleichen Umständen in der unverletzten Pflanze entstehen. Ich führe dies nur an, um davor zu warnen, aus den gemachten Versuchen Schlüsse auf die Grösse des etwa zugleich in der unverletzten Pflanze entstehenden negativen Druckes zu ziehen. Meine Versuche zeigen nur, dass unter Umständen schon ganz geringe Transpirationswirkungen grosse negative Drucke in sehr saftreichen Zweigen erzeugen können. In der That kommt es bei Holzgewächsen vor dem Knospenausschlage kaum je zur Entstehung von 60—70 cm grossen negativen Drucken, wie sie meine Versuche aufweisen.

Ich führe nun noch an, dass, wenn man dieselben Versuche im Sommer macht, die Blätter der Zweige sehr bald welken und kein

oder fast kein Quecksilber aufgesogen wird. Nur bei einzelnen Zweigen von Quercus u. A., wo die Gefässe weit sind und daher schon ein geringer (15—16 cm grosser) negativer Druck genügt, um die Aufsaugung zu bewirken, zeigte sich ein wenig Quecksilber aufgesogen. Ich habe eine ganze Reihe ähnlicher Versuche im Sommer und Frühherbste gemacht.

So ergab z. B. ein am 3. Juli angestellter Versuch, bei welchem die abgeschnittenen Zweige 48 Stunden in Quecksilber tauchten:

1. Quercus pedunculata, viele Gefässe 5—6 mm weit, viele 1—2 mm weit.
2. Morus alba. Im Splinte viele Gefässe 1—2 mm weit, einzelne 12, 22 und 110 mm weit.
3. Fraxinns excelsior: ein Gefäss 30 mm weit, einige 2—3 mm.
4. Fraxinus excelsior: ein paar Gefässe bis 20 mm, viele 4—5 mm weit.
5. Cornus mas und 6. Betula populifolia. Nichts.
7. Ulmus suberosa, einige Gefässe 2—3 mm weit und eines 52 mm u. s. w.

Die Erklärung dieser negativen Resultate kann nach dem oben Gesagten nicht zweifelhaft sein. Die Luftmenge im Zweige ist schon zu gross, als dass die kleine vor dem Welken noch mögliche Transpirationswirkung hinreicht, um hohe negative Drucke wiederzuerzeugen.

Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass mit noch grösseren, sich länger frisch haltenden Zweigen ähnliche Versuche auch im Sommer positive Resultate liefern können, was weitere Versuche im nächsten Sommer zu entscheiden haben werden.

IV. Ueber die Druckverhältnisse der Holzluft im Laufe der Vegetationsperiode und in den verschiedenen Partien des Holzquerschnittes.

Um die Luft- und Saftdruckverhältnisse der Pflanzen in den verschiedenen Jahreszeiten kennen zu lernen, habe ich in der Mehrzahl der Monate des Jahres eine Reihe von negativen Druckversuchen angestellt, die Ergebnisse aufwiesen, welche nicht völlig

mit der aprioristisch zu entwickelnden gewöhnlichen Ansicht übereinstimmen, weshalb ich sie hier zum Theile folgen lasse.

I. Versuch, am 23. Oktober 1876 gemacht. Die Blätter der meisten hierzu benutzten Pflanzen waren schon vergilbt, zum Theil schon abgefallen. Nur einzelne, wie Cucurbita und Clematis hatten noch schöne grüne Blätter. Witterung warm.

1. Ailanthus glandulosa; eine Blattspindel wurde unter Quecksilber zerschnitten. Das Quecksilber stieg in beiden Hälften derselben hinauf. In der proximalen in fast allen Gefässen bis 10 cm, in einzelnen bis 17 cm weit; in der distalen in fast allen Gefässen bis 10 cm, in wenigen bis 16 cm weit[1]).
2. Eine Kürbispflanze liess gar kein Quecksilber aufsteigen. Offenbar wegen des grossen Saftreichthums, in Folge dessen beim Abschneiden unter Quecksilber viel schleimige, eiweissreiche Flüssigkeit austrat, welche in die Gefässe eintreten und so diese verstopfend dem Quecksilber den Weg verwehren musste.
3. Zweig von Aristolochia Sypho.
   Prox.: 8 cm weit in fast allen, 15 cm weit in zahlreichen, 23—30 cm in einzelnen Gefässen.
   Dist.: 5 cm weit in fast allen, 8 cm weit in zahlreichen, 25 cm weit in einzelnen Gefässen.
4. Clematis Vitalba. Prox. Ende: Meist 12 cm weit, aber auch bis 23 cm weit. Dist. Ende: Meist 10 cm, einzelne bis 30 cm weit injicirt.
5. Vitis vinifera. Prox. Ende: Meist 11 cm, aber auch bis 39 cm weit. Dist. Ende: Meist 9 cm, einzelne bis 29 cm weit injicirt.
6. Juglans regia, einjähriger Zweig.
   Im 12 cm langen dist. Endstücke in zahlreichen Gefässen 5 cm weit, in einzelnen jedoch 10 cm weit, also bis unter die Knospe.
   Im prox. Stücke meist 4 cm, in einzelnen 8 cm weit.

---

1) Wenn man einen Zweig mitten durchschneidet, so nenne ich das abgeschnittene Stück desselben das distale. Der an der Pflanze gebliebene Theil des Zweiges heisst der proximale. In der nachfolgenden kurzgefassten Darstellung kurz: dist. und prox.

7. Blattspindel von Gymnocladus canadensis. Prox.: Die meisten Gefässe 10—11 cm weit injicirt, einzelne bis 22 cm weit. Im dist. meist 10 cm weit, in vielen bis 22 cm und selbst in die Fiedern 7 cm weit hinein.
8. Quercus pedunculata. Im 16 cm langen dist. Stücke in einzelnen Gefässen 12 cm, in zahlreichen 7—8 cm weit. Im prox. Ende meist 7 cm, hie und da aber 17 cm weit.
9. Philadelphus coronarius. Gefässe sehr enge (bis 32 mmm weit). Es stieg kein Quecksilber auf.
10. Sophora japonica. Dist.: Meist 4—5, hie und da 17 cm weit injicirt. Prox.: Hier viel weniger, nur in wenigen Gefässen 4—5 cm weit.

Man ersieht aus diesen Versuchen, dass noch zu Ende Oktober, trotz des Vergilbtseins vieler Blätter an den meisten Versuchszweigen, noch ganz erhebliche negative Drucke vorkommen können. Es ist zweifellos, dass selbst solche von 40—50 cm nicht selten sind.

II. Versuch vom 3. November 1876. Der Versuchstag war warm, ihm gingen jedoch starke Frosttage voraus. Viele Bäume und Sträucher waren schon entblättert. Einige mit solchen angestellte Versuche ergaben negative Resultate, hingegen zeigten die meisten noch Blätter tragenden Pflanzen grössere oder geringere negative Drucke, wie aus dem Folgenden hervorgeht. Diese negativen Drucke waren jedoch kleiner als beim vorigen Versuche.

1. Ein Ailanthusblatt, das schon zum Theil vergilbt war und sich leicht vom Zweige löste. Im prox. Ende zahlreiche Gefässe einige Centimeter weit, einzelne bis 15 cm weit. Im dist. sehr zahlreiche 7 cm, einzelne 16,5 cm weit.
2. Vitis Labrusca; ein Zweig davon im prox. meist 4—5 cm weit, hie und da bis 13 cm; im dist. fast alle Gefässe 5 cm, einige 11 cm weit.
3. Canna (die nur Tracheiden besitzt) und Dactylus ergaben negative Resultate.
4. Maclura aurantiaca gab ein sehr auffälliges Resultat (Blätter noch fast ganz grün). Prox. meist 10 cm weit, einzelne 25 cm weit und eines 38 cm. Dist.: Zahlreiche 7 cm, einzelne 23 cm weit injicirt.

5. Forsythia suspensa mit grossen Blättern, aber engen Gefässen ergab ein negatives Resultat.
6. Solanum laciniatum sog das Quecksilber nach beiden Seiten hin in vielen Gefässen 2 cm, in einzelnen 8 cm weit.
7. Quercus pedunculata sog im dist. Ende meist bis 10 cm weit, in einzelnen Gefässen jedoch bis über 20 cm weit.
8. Ein Blattstiel von Malva sp. mit engen Gefässen sog in einem Gefässe das Quecksilber 1—4 cm weit.
9. Sophora japonica, Zweig. Prox.: Meist 2 cm, hier und da 11 cm weit. Dist. häufig 6 cm, hier und da bis 16 cm weit mit Quecksilber injicirt.
10. Mercurialis annua. Im dist. Ende in sehr vielen Gefässen 2 cm, in einzelnen 2,5 cm weit; im prox. meist 2, hier und da aber bis 3,5 cm weit injicirt. Die Gefässe sind hier sehr enge.

III. Versuch vom 14. November 1876. Am Versuchstage war die Witterung warm und schön. Acht Tage vorher regnete es und dann schneiete es durch mehrere Tage bei einer Minimal-Temperatur von — 6° C., darauf folgten einige kalte Tage.

1. Clematis Vitalba, ganz frisch und grün. Im prox. Ende stieg kein Quecksilber auf, im dist. in 3 Gefässen 1—2 cm weit.
2. Celtis occidentalis. Blätter alle gebräunt und erfroren, zum grössten Theile bereits abgefallen. Resultat negativ.
3. Rhamnus cathartica; Blätter noch frisch und grün, zum Theil aber abgefallen. Negatives Resultat.
4. Rosa canina. Blätter frisch und grün, sehr festsitzend. Negatives Resultat.
5. Quercus pedunculata. Blätter noch festsitzend, aber schon gelbgrün. Im dist. keine Injektion, im prox. Stücke 1 Gefäss 2,5 cm weit.
6. Vitis vinifera. Blätter braun, zum Theil abgefallen. Blos einige Gefässe des prox. Theile einige Millimeter weit injicirt.
7. Philadelphus cornarius. Blätter noch wohl erhalten.
8. Spiraea sp., mit zum Theil abgefallenen, zum Theil abgestorbenen Blättern.

9. Sophora japonica, Corylus Colurna, Juglans regia mit schon abgefallenen Blättern, ergaben alle ein negatives Resultat.
10. Ribes rubrum und Maclura aurantiaca mit noch grünen festsitzenden Blättern ergaben auch ein negatives Resultat.
11. Clematis Vitalba mit noch grünen festsitzenden Blättern zeigte im prox. Stücke 2 Gefässe $^1/_2$ cm weit injicirt.
12. Syringa vulgaris mit zum Theil abgefallenen, zum Theil noch grünen Blättern sog im dist. Ende in einer grösseren Gefässgruppe das Quecksilber 1,5 cm weit hinauf.
13. Sambucus nigra, mit noch frischgrünen Blättern, sog im dist. Ende Quecksilber in einigen Gefässen 1—1,5 cm weit hinauf.

Wie man aus dieser Versuchsreihe ersieht, fallen die Quecksilber-Versuche am Ende der Vegetationszeit fast immer negativ aus. Nicht nur bei den Pflanzen, bei welchen die Blätter bereits abgefallen oder ganz abgestorben sind, sondern auch bei solchen Pflanzen, welche am Ende der Vegetationszeit noch wenigstens individuell oder an einzelnen Zweigen frische grüne Blätter tragen (Rhamnus, Rosa, Ribes, Maclura, Philadelphus etc.).

Nur sehr selten zeigt sich ein zweifellos vom negativen Drucke der Holzluft herrührendes Aufsteigen des Quecksilbers. Dieses geschieht aber nur bei Pflanzen mit noch erhaltenen, ganz oder fast ganz frischen Blättern und meist weiten Gefässen (Clematis, Quercus, Sambucus), und ist nie grösser als 2 cm. Bei den letztgenannten Pflanzen dürfte im November noch ein negativer Druck von 15 bis 20 cm herrschen können. Bei Syringa scheint er, wenigstens individuell, 35 cm zu übersteigen. Doch ist mir dieser Fall nicht ganz unzweifelhaft.

IV. Versuch vom 12. Dezember 1876. An einem angenehmen Dezembertage gemachte Versuche ergaben bei einer grossen Reihe von Pflanzen negative Resultate. Die Blätter derselben waren schon abgeworfen.

Nur bei Vitis vinifera und Maclura aurantiaca stieg das Quecksilber in einigen Gefässen einige Millimeter weit. Dies ist jedoch nicht beweisend, weil das Abzwicken mit der Rebscheere immer mit einer Quetschung des Zweiges an der Schnittfläche verbunden ist, was zur Folge haben muss, dass namentlich einzelne weite Ge-

fässe zusammengedrückt werden, die dann nach geschehener Durchschneidung sich plötzlich wieder öffnend sehr wohl etwas Quecksilber einsaugen können.

Ich halte daher auch die von Böhm[1]) gemachten Angaben, dass bei Syringa im Winter das Quecksilber 3—4 mm weit eindringe, nicht für beweisend, wenn auch für vollständig richtig. Würde dieses Eindringen vom negativen Druck herrühren, so müsste dieser bei Syringa noch im Winter 36 cm betragen, da der capillare Widerstand 35 cm ausmacht. Dieses ist aber nicht leicht möglich, wenn es auch andererseits sicher ist, dass bei Syringa und wohl den meisten Pflanzen auch im Winter wenigstens zeitweise ein kleinerer negativer Druck herrscht, wie weiter unten klar gemacht werden wird.

In der That tritt dieses Eindringen, wie Böhm angiebt, nur sehr ausnahmsweise auf und sogar in gefrorenen Zweigen, was jedenfalls für meine Ansicht spricht.

V. Versuch. In grosser Zahl im Laufe der drei letztvergangenen Winter an vielen Pflanzen in den Monaten Dezember, Januar, Februar und März angestellte Versuche ergaben sämmtlich negative Resultate. Hier und da zeigte sich bei Vitis, Juglans, Syringa, Clematis und zahlreichen anderen Pflanzen ein 2—3 mm weites Aufsteigen des Quecksilbers, auf das jedoch kein Werth zu legen ist, wie soeben auseinandergesetzt wurde.

Indem ich dies sage, sehe ich selbstverständlich vom Wurzeldruck, der sich schon sehr früh im Jahre bei manchen Pflanzen kundgiebt, ebenso von den an anderer Stelle besprochenen grossen Saftdruckschwankungen einiger Gewächse ab, und führe die Ergebnisse nur so an, wie sie sich unmittelbar bei oft wiederholten Quecksilber-Versuchen zeigten.

Im April, wo sich schon ein reicher Frühlingsflor entwickelt und wo die meisten Holzgewächse ausschlagen, und das Cambium in lebhafter Thätigkeit ist, gestalten sich die Resultate der Quecksilber-Versuche schon sehr verschieden: doch breche ich jetzt in der Darstellung derselben ab, um zu zeigen, dass trotz der negativen Resultate doch schon im Winter, wenn auch nur geringe

1) Ueber die Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen. Landwirthsch. Versuchsth. 1877. XX. 378.

negative Drucke in der Regel vorkommen oder wenigstens keine Seltenheit sind.

Dass ein negativer Druck der Gefässluft in einem Zweige vorhanden sein kann, ohne dass beim Abschneiden desselben unter Quecksilber dieses in die Gefässe eindringt, ist selbstverständlich, weil ja das Quecksilber beim Eindringen einen, je nach der Gefässweite verschiedenen — 8—40 und mehr Centim. — grossen capillaren Widerstand erleidet, der erst überwunden werden muss. Wo daher der capillare Widerstand grösser ist, als der herrschende negative Druck, findet trotz dieses letzteren kein Quecksilberaufsteigen statt. Und dieses mag im Winter sehr häufig der Fall sein. Bei Zweigen, deren Gefässweite nur 20—40 mmm gross ist, kann ein negativer Druck von 30—40 cm herrschen, ohne dass sich derselbe bei Anwendung meiner Methode kundgiebt.

Wenn man aber statt Quecksilber Farbstofflösungen anwendet so kann man sich, vorausgesetzt, dass die Pflanze nicht gefroren ist, selbst im Winter mit Leichtigkeit davon überzeugen kann, dass in der Regel die Holzluft verdünnt ist. Die Resultate sind allerdings, namentlich bei grosser Engheit der Gefässe, nicht sehr auffällig, doch genügen sie vollständig, um das Gesagte nachzuweien. Selbstverständlich muss man, um einen Vergleich zu haben, neben den in der Lösung abgeschnittenen noch solche Zweige untersuchen, die in der Luft abgeschnitten wurden und dann ebenso lange in dieselbe Farbstofflösung getaucht wurden, als jene mit der Lösung in Berührung waren. Um des Beweises sicher zu sein, ist es zweckmässig, wenn man die Vergleichszweige, wie ich es in der Regel that, einige Sekunden länger eingetaucht lässt, als die auf den Druck zu prüfenden. Aus der (Fuchsin-) Lösung herausgenommen, wurden die Zweige gut abgespült und sofort untersucht. Ich gebe im Folgenden einige Beispiele von im Laufe des Dezembers ausgeführten Versuchen.

1. Cornus sanguinea. Versuchszweig: Die Farbstofflösung war einige Millimeter bis über einen Centimeter weit hinaufgedrungen. Beim Vergleichszweige viel weniger.
2. Liriodendron tulipifera. Versuchszweig: $^1/_2$—$^3/_4$ cm weit. Im Vergleichszweige drang der Farbstoff (Fuchsin) nicht über die Schnittfläche hinaus.

3. Fagus silvatica. Im Versuchszweige im ganzen Querschnitte 1,5 cm weit, im Vergleichszweige kaum über die Schnittfläche hinaus.
4. Sophora japonica. Im Versuchszweige 1—2 cm weit, im andern gar nicht.
5. Aristolochia Sypho. Im Versuchszweige 4—5 cm weit, im Vergleichszweige nur $^1/_2$ cm weit.
6. Cydonia japonica. Im ersteren $^1/_2$ cm weit, im Vergleichszweige gar nicht; u. s. w.

Bei Pflanzen, die sehr enge Gefässe haben und deren Holz dabei sehr wasserreich ist, gelingen die Versuche weniger gut, indem das Aufsteigen des Farbstoffs meist nur einige Millimeter weit geht. Die Ursache des geringen Aufsteigens des Fuchsins bei allen diesen Versuchen liegt zum Theil jedenfalls darin, dass der Farbstoff sehr bald von den Wänden aufgenommen wird und daher nicht so weit hinauf steigen kann, als sein Lösungsmittel, zum Theil aber jedenfalls in der geringen Grösse des negativen Druckes und dem grossen Wasserreichthume des Holzkörpers im Winter. Entschiedenere Beweise für den negativen Luftdruck im Holze zur Winterzeit erhält man aber durch die Hartig'schen Wasseraufsaugungsversuche. Von Böhm angestellte derartige Versuche zeigten, dass mitten im Winter noch in den Zweigen von Syringa ein negativer Luftdruck herrscht, immer ist derselbe jedoch kleiner als im Frühjahre und Herbste. Dass selbst Mitte Dezember in den entlaubten Zweigen mancher Bäume ein negativer Luftdruck herrscht, davon habe ich mich ebenfalls durch Wasseraufsaugungsversuche überzeugt. Doch zeigten sich immer viel niedrigere Resultate als zu anderen Jahreszeiten. Im höchsten Falle erhielt ich 10—11 cm Saugung. Ein sehr instruktiver Versuch Böhm's lehrt dasselbe. Böhm sagt p. 379 l. c.: „Wurden 50 cm lange gefrorene Fliederzweige an einem Ende versiegelt und mit der entgegengesetzten Schnittfläche unter Quecksilber getaucht, so wurde dieses nach einigen Tagen in der Wärme bisweilen zu einer Höhe von 5 cm von den Gefässen eingesaugt. Dasselbe war der Fall bei in gleicher Weise behandelten, nicht gefrorenen Zweigen von Pflanzen, deren Gefässe für comprimirle Luft unwegsam waren."

Da sich die Luft beim Erwärmen stärker ausdehnt, als sich das

Eis beim Uebergange in Wasser zusammenzieht, so sind die Versuche mit gefrorenen Zweigen sehr schöne zu weiteren Untersuchungen geeignete Experimente.

Aus alledem geht wohl mit Gewissheit hervor, dass auch im Winter die meisten Hölzer einen negativen Holzluftdruck zeitweise aufweisen können. Zweifellos ist es, dass derselbe bedeutend geringer als zu den übrigen Jahreszeiten ist und ich schliesse aus den mir bekannten Zahlen, dass derselbe in der Regel 10 cm Quecksilber nicht übersteigt.

Wenn nun mit der erwachenden Vegetation im Frühjahre auch die Transpiration der Pflanzen in erhöhte Wirksamkeit tritt, so wächst auch der negative Druch der Gefässluft.

Kaum sind Ende März und Anfangs April die ersten Frühlingspflanzen herausgekommen, so zeigen sie schon, unter Quecksilber abgeschnitten, ein erhebliches Einsaugen dieses Metalls. So stieg das Quecksilber in einem blühenden Exemplare von Anemone nemorosa in 3--5 Gefässen 2,5 cm weit. Selbst wenn man Rhizome blühender Stengel unter Quecksilber abschneidet, zeigt sich ein Aufsteigen desselben bis 1,5 cm weit.

Ein noch nicht ausgewachsenes Blatt von Heracleum Spondylium saugte das Quecksilber in mehreren Gefässen 2—4 cm weit auf. Ein blühendes Exemplar von Isopyrum thalictroides $2^1/_2$ cm weit in einigen Gefässen. Desgleichen Anemone ranunculoides 2– 3 cm weit. Alliaria officinalis 1—$1^1/_2$ cm weit. Sehr gut gelingt der Quecksilberversuch bei Corydalis cava, wo sich in der Regel die meisten Gefässe $^1/_2$—1 cm weit injiciren und einzelne bis 5—6 cm weit. Selbst Blüthenstielchen von Primula acaulus zeigten ein Aufsaugen des Quecksilbers bis $^1/_2$ cm weit.

Hingegen gelang der Versuch bei Taraxacum officinale und Chelidonium majus viel schwerer und nicht immer. Die Ursache davon liegt aber nicht in dem mangelnden negativen Druck, sondern in dem Austreten von Milchsaft beim Durchschneiden der Stengel. Dieser dringt in die Gefässe ein und coagulirt[1]) dann, dieselben verstopfend.

Die gemachten Angaben reichen hin, um zu zeigen, dass

---

1) Siehe Oesterr. botan. Zeitschrift 1878, Januarheft.

unmittelbar nach dem Heraustreten der ersten Frühlingspflanzen aus dem Boden, in den Gefässen derselben erhebliche negative Drucke auftreten können. Es ist sicher, dass diese mehr als 20—40 Hg betragen, was man sich leicht mit Hülfe der oben (in einem anderen Abschnitte) gegebenen Formeln berechnen kann. Da z. B. bei Anemone nemorosa q (Steighöhe des Quecksilbers) gleich 2,5 cm ist, c (die capillare Depression) etwa 20 cm und l (Länge der Gefässe) auch 20 cm ist, so berechnet sich, wenn $\alpha = 30^0$ gesetzt wird, d. h. wenn die Pflanzen bei einem Neigungswinkel von 30^0 in Quecksilber abgeschnitten wurden, n_3, d. i. der wahre negative Druck, zu 29 cm, u. s. w.

Bei Gelegenheit dieser Versuche bemerkte ich, dass dieselben durchaus nicht zu jeder Tageszeit gleich leicht oder überhaupt gelingen. Als ich Morgens 8 Uhr Anemonepflänzchen einer stark bethauten Wiese entnahm, konnte ich keinen negativen Gefässluftdruck constatiren; was um 12 Uhr, nachdem der Thau verschwunden war, ganz wohl gelang. Daraus geht hervor, dass während der Nacht ein fast oder ganz vollständiger Ausgleich des negativen Luftdruckes in den Gefässen vor sich geht und dass der negative Druck jeden Tag von Neuem entsteht. Es wäre daher unrichtig, sich vorzustellen, dass in den krautigen Pflanzen die Gefässe constant mit sehr verdünnter Luft erfüllt sind. Dies ist nicht der Fall, sondern bei Tag werden die Gefässe durch die Transpirationswirkung mehr oder weniger entleert und bei Nacht wieder mit Wasser gefüllt. Es hat daher der negative Druck der Gefässluft eine tägliche Periode: Nachmittags erreicht er sein Maximum und früh Morgens sein Minimum und ist ein starker Wurzeldruck vorhanden, so kann der Gefässluftdruck sogar positiv werden.

Durch dieses Verhalten ist aber auch zugleich erklärt, wie es denn möglich ist, dass die Pflanze täglich die ganze Vegetationszeit hindurch einen hohen negativen Druck aufweist. So lange man der Meinung ist, dass dieser negative Druck, wenn auch nicht constant, so doch immer sehr hoch ist und dabei die Gefässe den ganzen Sommer hindurch leer sind, kann man sich die Möglichkeit der Erhaltung dieses negativen Druckes nicht erklären; es ist dann der negative Druck einfach unmöglich: Denn wenn auch oben nachgewiesen wurde, dass die Gefässe mit den Spaltöffnungen und Rinden-

poren nicht communiciren, so habe ich doch andererseits gezeigt, dass Luft sehr leicht in die Gefässe hinein diffundirt. In Folge dieses Umstandes muss ein auf die Dauer leeres Gefäss nach und nach mit Luft von gewöhnlicher Spannung erfüllt werden und der negative Druck gänzlich aufhören, da es nicht möglich ist, dass diese Luft wieder hinausgeschafft wird. Nur wo ein starker Wurzeldruck vorkommt, der die Gefässe mit Wasser injicirt, kann, wie bereits erwähnt, die Luft aus den Gefässen ganz hinausgepresst werden. In diesem Falle sind aber die Gefässe nicht, wie angenommen, dauernd leer.

Wenn man nun aber weiss, dass die Gefässe jede Nacht mehr weniger mit Wasser gefüllt werden, das, sei es durch einen schwachen oder stärkeren Wurzeldruck emporgeschafft wird, sei es zum Theil wenigstens jedenfalls in Folge der von den Gefässen ausgeübten Saugung in diese eintritt, so bietet das tägliche und scheinbar beständige Vorhandensein des negativen Gefässluftdruckes in den krautigen Pflanzen der Erklärung keine Schwierigkeit. Bei Tage wird das Nachts in die Gefässe eingetretene Wasser einfach wieder verdunstet und werden hierdurch die Gefässe wenigstens theilweise entleert. Da statt dem verbrauchten Wasser Luft nicht in genügender Quantität eindringen konnte, so muss die Gefässluft wieder verdünnt werden. Dieser Vorgang wiederholt sich im Sommer täglich.

Es ist klar, dass das in die Gefässe eintretende Wasser möglicherweise ganz oder fast ganz luftleer sein kann (wenigstens ist kein Grund zur Annahme vorhanden, dass dasselbe viel Luft gelöst enthalte) und daher sogar noch einen Theil der Gefässluft wird auflösen können, der dann, wenn das Wasser, sei es durch Diffusion, sei es durch Filtration, in die die Gefässe umgebenden Zellen oder Tracheiden übertritt, thatsächlich aus dem Gefässe herausgeschafft wird. Auf diese Weise ist es möglich, dass durch das in die Gefässe eingedrungene Wasser Luft aus denselben hinausgeschafft wird und die Gefässe gewissermassen ausgepumpt werden. Doch ist diese Möglichkeit bei der Erklärung von geringerem Interesse, weil weniger wichtig.

Was aber für die genannten krautigen Pflanzen im April und Mai gilt, gilt offenbar für alle anderen den ganzen Sommer hindurch; denn auch bei ihnen kann der negative Druck der Gefässluft

nur dadurch täglich nachweisbar sein, dass die Gefässe Nachts wenigstens theilweise mit Wasser erfüllt werden, das dann bei Tage durch Verdunstung wieder fast ganz verloren geht oder in nicht genügendem Maasse wieder ersetzt werden kann.

Es ist daher das scheinbar constante Auftreten des negativen Druckes zur Zeit der stärkeren Transpiration ein zwingender Grund zur Annahme, dass in den Gefässen selbst im Sommer flüssiges Wasser enthalten sein muss. Wäre dies nicht der Fall, so müssen sich dieselben in der kurzen Zeit von höchstens 14 Tagen bis drei Wochen ganz mit Luft von gewöhnlicher Spannung füllen. Mit dieser zwingenden Annahme steht nun die gewöhnliche, welche die thatsächliche Beobachtung zur Grundlage hat, im grellen Widerspruche. Bekanntlich geht diese dahin, dass die Gefässe im Sommer kein Wasser enthalten, wie schon ein kurzer Blick in's Mikroskop lehrt und wovon ich mich vielfach überzeugt habe. Dazu kommt noch, dass das Aufsteigen des Quecksilbers bei meinen Versuchen bis zu 40—50 cm scheinbar einen weiteren Beweis dafür liefert.

Es lässt sich aber leicht zeigen, dass man in Folge des hohen negativen Gefässluftdruckes im Sommer aus der mikroskopischen Beobachtung keinen Schluss auf den Wassergehalt der Gefässe ziehen kann und dass das starke Aufsteigen des Quecksilbers mit letzterem nichts zu thun hat.

Um darüber klar zu werden, denke man sich eine 60 cm lange geschlossene Glasröhre, welche ganz mit abwechselnden Wassertröpfchen und Luftbläschen gefüllt ist, wobei diese aber nur eine Spannung von 38 cm haben, d. h. einen eben so grossen negativen Druck. Die Wassertröpfchen hätten zusammen ein Volumen, das dem des vierten Theiles der Glasröhre gleichkäme. Würde alles Wasser in dieser Röhre eine Säule bilden, so würde diese 15 cm lang sein; es ist daher die gedachte Röhre zu $^1/_4$ mit Wasser und $^3/_4$ mit Luft von halbem Atmosphärendrucke gefüllt. Würde man nun diese Röhre an einem Ende in Luft öffnen, so müsste in dieselbe Luft eintreten und zwar so lange, bis die Bläschen, indem sie sich auf ihr halbes Volumen zusammenziehen, einen Druck von einer Atmosphäre zeigen, In Folge dessen muss sich das Wasser nach dem geschlossenen Ende der Röhre zurückziehen und die Röhre wird nun nicht mehr ganz mit Wasser und Luft gefüllt scheinen, sondern am

offenen Ende nur mit Luft gefüllt erscheinen. Während früher alle 60 cm, sind jetzt nur $15 + \frac{45}{2} = 37,5$ cm der Röhre mit Luft und Wasser erfüllt. Man würde daher die Röhre 22,5 cm weit von der Oeffnung lufterfüllt finden, daraus aber irrthümlich schliessen, dass sie nur Luft enthalte. Ganz dasselbe findet aber statt, wenn man krautige Pflanzen oder Zweige im Sommer abschneidet. Die Luft muss durch die Schnittfläche in die Gefässe eindringen und das in denselben etwa vorhandene Wasser nach Massgabe der Grösse des negativen Druckes verschieden weit zurückdrängen. Es ist klar, dass man dann auf Längschnitten, die in der Nähe der Schnittfläche entnommen sind, kein Wasser in den Gefässen finden kann. Man findet freilich auch in den Libriformfasern und anderen Nicht-Zellelementen des Holzes im Hochsommer kein Wasser und zieht daraus den Schluss, dass auch in den Gefässen kein solches enthalten sein könne, was zwar sehr nahe liegt, aber nicht richtig ist, denn es lässt sich zeigen, dass der negative Druck der Gefässluft in den Stunden des grössten Wasserverbrauches grösser sein muss, als der der Luft in den Holzfasern und daher die Gefässe stärker saugend, ganz wohl Wasser führen können, während die Holzfasern zu gleicher Zeit leer sind.

Hierzu kommen andere Momente, welche das Leersein der Libriformfasern bedeutungslos erscheinen lassen.

Würde man die Röhre unter Quecksilber geöffnet haben, so müsste dieses in dieselbe eingedrungen sein und zwar wie sich leicht ausrechnen lässt, 17,4 cm weit bei aufrechter Lage der Röhre und noch weiter bei geneigter. Es ist aber klar, dass man ebenso irrthümlich aus diesem starken Quecksilberaufstiege auf einen Mangel oder ein Vorhandensein von Wasser schliessen könnte.

Es ist nun auch selbstverständlich, dass Wassergehaltsbestimmungen von gefässhaltigen Hölzern, die ohne Rücksicht auf die geltendgemachten Gesichtspunkte ausgeführt wurden, wegen der im Momente der Gefässöffnungen stattfindenden Wasserbewegung zu kleine Werthe ergeben müssen.

Dazu kommt noch, dass die negativen Druckversuche und die Wassergehaltsbestimmungen bisher nur bei Tage, nicht aber bei Nacht ausgeführt wurden, während wegen der starken Transpiration

gerade die tägliche Periodicität des Wassergehaltes und Luftdruckes des Holzes im Sommer die ausgesprochenste sein muss. Man kann aus dem Umstand, dass das Holz bei Tage im Sommer sehr wasserarm ist, nicht darauf schliessen, dass es während der ganzen Zeit Tag und Nacht so wasserarm sei.

Hartig[1]) ist meines Wissens der einzige, der die täglichen Wassergehaltsvariationen der Hölzer nach einer Methode untersucht hat, die den besprochenen Einfluss des negativen Druckes eliminirt. Er entnahm nämlich von Baumstämmen radiale Zuwachscylinder mit einem Pressleri'schen Zuwachsbohrer zu verschiedenen Tageszeiten, kurz vor Sonnenaufgang, um 3 Uhr Nachmittags und 7 Uhr Abends. Wenn der Zuwachsbohrer genau radial angesetzt wird, so durchschneidet seine kreisförmige Schnittkante jedes Gefäss an 2 Stellen zugleich und das in demselben und dem herausgebohrten Holzcylinder enthaltene Wasser bleibt darin, da die Luft von beiden Gefässschnittflächen aus zugleich eindringt. Wenngleich nun Hartig's Zahlen es fast sicher machen, dass in den Gefässen und Zelllumina flüssiges Wasser enthalten war, so können sie doch nicht dazu dienen, das Verhältniss des Lumens der Zellwände zu dem des Wassers auszurechnen, da er nur angiebt, wie viel Gramm Wasser in einem Cubikcentimeter Frisch-Volumen des Holzes enthalten sind, ohne zu sagen, wie schwer ein solcher Cubikcentimeter des frischen Holzes ist. Er giebt nun an, dass ein solcher 0,160—0,432 grm. Wasser enthält vor Sonnenaufgang und dass um 2 Uhr Nachmittags der Wassergehalt um meist mehr als 10 % geringer ist, oft aber bis 20—38 %. Nur ausnahmsweise ist der Unterschied im Wassergehalte weniger als 5 %.

Es ist aber klar, dass mit so grossen täglichen Schwankungen im Wassergehalte mindestens ebenso grosse auch im Gefässluftdrucke vor sich gehen müssen und dass somit die Angaben Hartig's das oben Abgeleitete vollständig bestätigen.

Da Hartig mit dem Bohrer jedenfalls häufig in's Kernholz gelangte[2]), das bedeutend wasserärmer ist und jedenfalls keine oder

---

1) Botan. Zeitg. 1868 p. 20.

2) Die genannten Bohrer gehen je nach Construktion und Zweck, Härte des Holzes etc. 4—15 cm tief.

nur unmerkliche tägliche Wassergehaltsschwankungen durchmacht, so dürften die Wassergehaltsgrössen für die äusseren Splintholzschichten, auf die es hier allein ankommt, noch viel erheblicher ausfallen als sie Hartig angegeben hat und ebenso die Schwankungen im Wassergehalte. Vielleicht erklären sich hierdurch jene Fälle, in welchen Hartig nur geringe Wassergehaltsschwankungen erhielt.

Hiermit möchte ich auch darauf hingewiesen haben, dass solche, vielfach ausgeführte Wassergehaltsbestimmungen des Holzes, die auf das Kernholz keine Rücksicht nehmen, für gegenwärtige und überhaupt physiologische Zwecke von geringer Bedeutung sind.

Aus allem Gesagten geht aber hervor, dass die oben gemachte, meiner Ueberzeugung nach zwingende Folgerung, dass im Sommer wenigstens Nachts und zum mindesten in den Gefässen, wenn auch nur wenig flüssiges Wasser enthalten sein muss, durch die bisherigen Untersuchungen nichts weniger als widerlegt ist.

Andererseits verkenne ich nicht, dass durch die gemachten Auseinandersetzungen durchaus nicht alle Schwierigkeiten behoben sind. So ist es bekannt und ich habe mich vielfach davon überzeugt, dass man in den Tracheiden der Coniferen-Hölzer im Sommer kein flüssiges Wasser findet. Da aber, wie ich an einem anderen Orte auseinandersetzte und schon Sachs bei Abies pectinata zeigte[1]), im Coniferenholze zweifellos einzelne Stränge von gefässartig zusammenhängenden Tracheiden vorkommen, so genügt es, wenn in diesen Strängen, wenn auch nur wenig flüssiges Wasser vorkommt. Ueberdies transpiriren die Coniferen relativ nur schwach und können daher unter Umständen noch mit einem geringeren Wasservorrath im Holze auslangen.

Da der ganze bisher ausgesprochene Gedankengang erst eine Folge der an anderer Stelle auseinandergesetzten Versuche über den Ausgleich des negativen Gefässluftdruckes durch Diffusion ist, die erst im Frühherbste begonnen wurden, so stehen mir leider keine eigenen Beobachtungen über den Gehalt der Lumina der Hölzer an flüssigem Wasser zu Gebote und die früher hierüber gemachten sind, da bei denselben keine Rücksicht auf die obigen Gesichtspunkte genommen ist, für die in Rede stehende Frage werthlos.

---

1) Die Porosität des Holzes, p. 5.

Es erscheint daher von hohem Interesse, dass Böhm[1]) im Laufe des Sommers in der That in den Gefässen verschiedener Hölzer flüssiges Wasser fand. Da eine nähere Mittheilung[2]) darüber noch zu erwarten ist, so begnüge ich mich damit, auf diesen Fund, der das theoretisch Abgeleitete vollkommen bestätigt, hingewiesen zu haben.

Dass bei kleinen krautigen Pflanzen die Gefässe Nachts sich mit Wasser theilweise erfüllen, darüber kann nach Obigem kaum ein Zweifel existiren. Denselben Nachweis in Bestätigung des Böhm'schen Resultates bei Hölzern mit Rücksichtnahme auf das oben Gesagte zu führen, wird meine Hauptaufgabe in der nächsten (1879) Vegetationsperiode sein.

Nachden wir nun gesehen haben, dass in den krautigen Pflanzen ein grosser negativer Luftdruck unmittelbar nach dem Hervortreten aus der Erde im ersten Frühjahre entsteht, fragt es sich nun, wann und wo beginnt das Quecksilber in Zweigen von Holzpflanzen, die schon ältere Gefässe enthalten, in solchen aufzusteigen? Offenbar ist diese Frage von hoher Wichtigkeit. Vielfache Quecksilberversuche im Frühjahre haben mich davon überzeugt, dass vor dem Ausschlagen der Knospen und vor dem Wiederbeginne der Thätigkeit des Cambiums ein zweifelloses Aufsteigen des Quecksilbers nicht stattfindet; aber auch nach dem Ausschlagen, das bekanntlich immer etwas später als der Beginn der cambialen Thätigkeit stattfindet, zeigt sich eine Quecksilberinjektion erst dann, wenn die transpirenden noch jungen Blätter eine gewisse Grösse erreicht haben und daher eine Anzahl von etwa 5—10 Tagen schon stärker verdunstet haben.

Das erste entschiedene Aufsteigen von Quecksilber bemerkt man nun immer im jungen entstehenden Jahresringe, woraus hervorgeht, dass die jüngsten eben entstandenen Gefässe im Frührjahre den stärksten nega-

1) Inaugurationsrede 1878, p. 9.

2) Die indessen (Botan. Zeitg. 1879, Mai) erschienen ist. (Anmerk. während der Correctur. v. Höhnel.)

tiven Druck aufweisen. Erst nachdem in diesen das Aufsteigen schon einige Tage bis Wochen stattgefunden hat, bemerkt man dasselbe in den grösseren Gefässen der nächst inneren Jahresringe und so schreitet mit vorrückender Jahreszeit das Wachsen des negativen Druckes im Zweige von aussen nach innen fort, mehr weniger regelmässig.

Daraus ergiebt sich die unzweifelhafte Thatsache, dass in jedem mehrjährigen verholzten Zweige die Gefässe des jüngsten Jahresringes den stärksten negativen Druck aufweisen und im Allgemeinen derselbe nach innen abnimmt. Aus der Stärke des Quecksilberaufstieges in den verschiedenen Jahresringen im Mai und Juni ergiebt sich aber auch die unzweifelhafte Thatsache, dass der Unterschied in der Grösse des negativen Druckes zwischen dem jüngsten und dem nächstfolgenden Jahresringe bedeutend grösser ist, als zwischen diesem und den noch älteren, was sich bei einigen Hölzern, wie Birke, Ahorn u. a. sehr deutlich kundgiebt.

Um nun schliesslich das Bild von den thatsächlichen Luftdruckverhältnissen in den Gefässen von Zweigen zu vollenden, erwähne ich noch, dass es irrthümlich wäre, zu glauben, dass die Gefässe des ganzen Querschnittes jedes einzelnen Jahresringes denselben negativen Druck aufweisen, denn es zeigt sich, dass der stärkere negative Druck in jedem Jahresringe und speciell am auffallendsten im jüngsten an jenen Stellen zuerst auftritt, über welche sich eben die jungen Jahrestriebe aus den Knospen entwickeln; an diesen Orten bleibt derselbe in der nächsten Zeit auch am stärksten und verbreitet sich daselbst auch in den nächstinneren Jahresring.

Als ich z. B. am 13. April einen Zweig von Lonicera tatarica, der etwa 10 Tage alte gegenständige Jahrestriebe besass, einige Centimeter weit unterhalb eines solchen Triebpaares unter Quecksilber abschnitt, zeigte sich derselbe nur an zwei gegenüberliegenden und den beiden jungen, transpirirenden Jahrestrieben entsprechenden Stellen des jüngsten, noch lange nicht fertigen, aber doch schon fertige Gefässe enthaltenden Jahresringes bis $1^1/_2$ cm weit injicirt.

Ganz genau dasselbe sah ich an anderen Pflanzen mit gegenständigen Knospen und kann man bald nach dem Austreiben aller Zweige mehr weniger deutlich sehen. Immer zeigt sich das Entstehen eines grösseren negativen Druckes im Frühjahre in den Ge-

fässen des jüngsten Jahresringes, an jenen Stellen, welche direkt unterhalb der austreibenden Knospen liegen.

Von da pflanzt sich nun derselbe sowohl nach innen als auch in tangentialer Richtung fort.

Negative Druckversuche im Sommer lehren nun weiter, dass der jüngste Jahresring fortwährend die geringsten Luftdrucke aufweist.

Ich hatte schon im Jahre 1876 gefunden, dass in der Regel das Quecksilber im jüngsten Jahresringe am höchsten steigt, wagte es damals aber nicht, daraus mit Entschiedenheit den Schluss zu ziehen, dass der negative Druck daselbst auch am grössten ist, weil bei dünnen Zweigen in der Regel der äusserste Jahresring die grössten Gefässe aufweist mit den kleinsten capillaren Widerständen und die älteren Gefässe sehr häufig durch Thyllen verstopft sind.

Nach allem Gesagten und speciell nach der Art des Auftretens des stärkeren negativen Druckes im Frühjahre in Verbindung mit genauerer Berücksichtigung der Gefässweite bei Versuchen im vorigen Jahre findet in der That den ganzen Sommer hindurch im jüngsten Jahresringe der stärkste negative Druck statt.

Nach Constatirung dieser Thatsachen, die für die Erkennnng der Art der Wasserbewegung im Holze von höchstem Interesse sind, fragt es sich nun, wie sich dieselben erklären.

Schon in meiner Dissertation habe ich die, wenn auch damals noch nicht ganz zweifellos constatirte Thatsache, dass der Luftdruck in den Gefässen des jüngsten Jahresringes am kleinsten ist, als von vornherein wahrscheinlich erklärt [1]).

Ich war bei der Erklärung derselben von dem anatomischen Factum ausgegangen, dass die transpirenden Blätter durch ihre Gefässe in erster Linie mit dem jüngsten Jahresringe in Verbindung stehen und glaubte nun die von Wiesner [2]) constatirte Thatsache, dass das Imbitionswasser im Holze in longitudinaler Richtung viel rascher geleitet wird als in radialer und tangentialer zur weiteren Erklärung benutzen zu können.

Es ist aber klar, dass, wenn das Holz eines Jahresringes z. B. in den Stunden der stärksten Transpiration eines heissen Sommer-

1) l. c. p. 15.

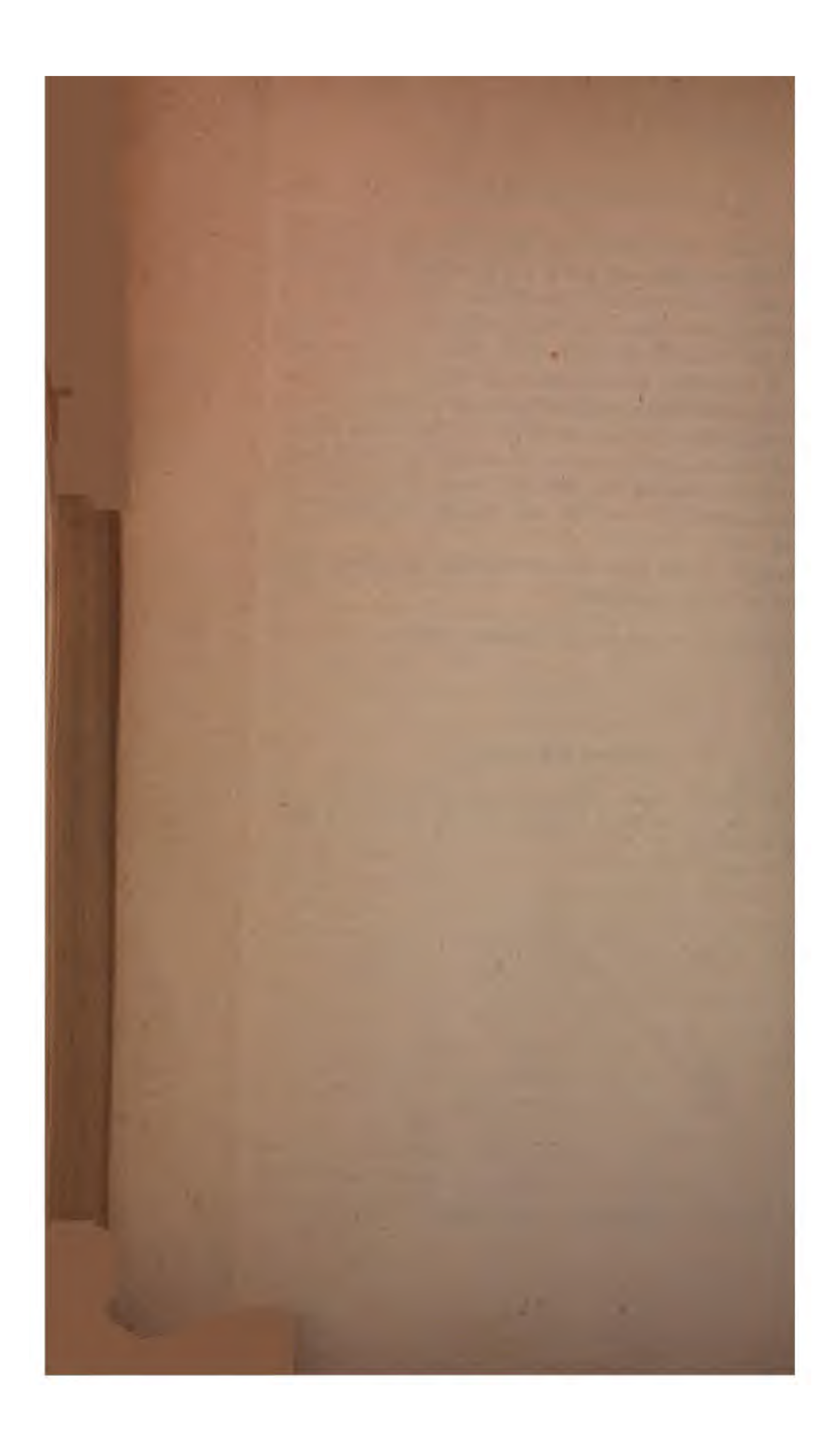
2) Untersuchung über die Bewegung des Imbittonswassers etc. Sitzungsberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften 1875, 72. Bd. I. Abth.

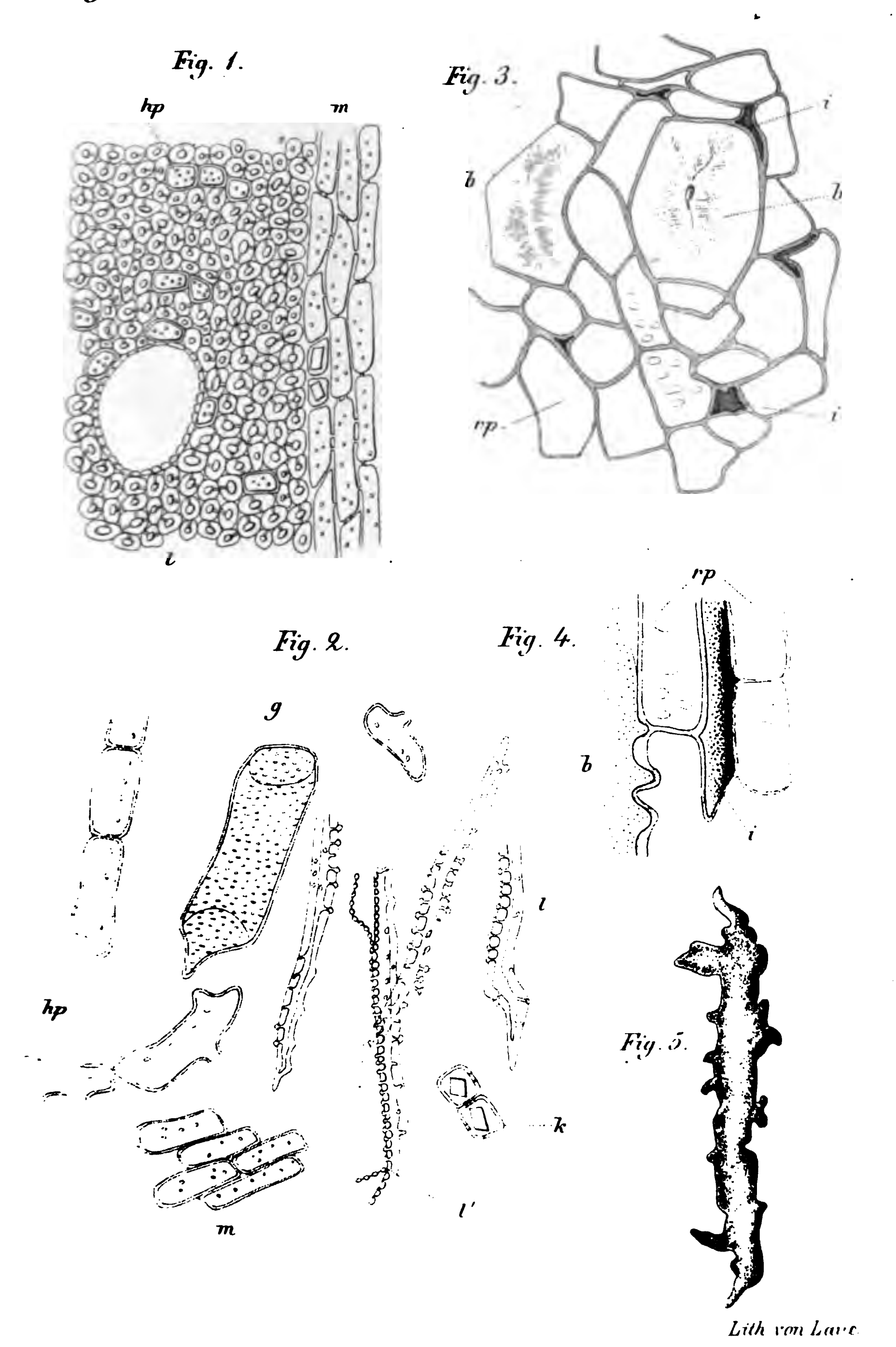
tages so weit kommen könnte, dass in demselben, wenigstens stellenweise kein flüssiges Wasser — von den Holzparenchymzellen abgesehen, die nie entleert werden, so lange sie leben — mehr vorhanden ist und nur mehr Imbitionswasserbewegung stattfinden könnte, dass dann die Luftdruckverhältnisse daselbst bereits geschaffen wären. Durch die Bewegung des Imbitionswassers allein kann keine wesentliche grössere Aenderung des Luftdruckes im Holze bewirkt werden. Im Gegentheil muss, wenn dieser Fall überhaupt eintreten kann — was ich nach dem oben Gesagten mindestens bezweifeln muss — in Folge der nun stärker nach innen gerichteten Diffusionsströmung von atmosphärischer Luft der negative Druck von aussen nach innen zu allmälig und wenigstens zum Theil ausgeglichen werden.

Der negative Luftdruck im Holze kann daher nur durch Entnahme von flüssigem Wasser aus den Lumina der Gefässe und Holzzellen erzeugt und wesentlich verstärkt werden. Je mehr Wasser und weniger Luft aber ein Gefäss enthält, einen desto grösseren Einfluss wird die Entnahme einer bestimmten Wasserquantität aus dem Gefässe auf den Luftdruck im Gefässe haben. Jene Gefässe nun, die im jüngsten Jahresringe eben entstanden sind, enthalten gar keine Luftbläschen und sind ganz mit Flüssigkeit erfüllt; wenn sie daher in Folge der Transpirationswirkung entleert werden oder ihnen überhaupt nur ein kleiner Theil ihres Wassers entzogen wird, so wird in ihnen sofort die in der Pflanze mögliche maximale Luftverdünnung auftreten müssen, sie also sofort nach ihrer gänzlichen oder fast gänzlichen Entleerung den grössten negativen Luftdruck aufweisen, der in der Pflanze möglich ist. Da nun gerade die jüngsten Gefässe, welche eben entstanden sind, mit dem sich zu gleicher Zeit entwickelt habenden und nun transpirirenden Spross in direkter Verbindung stehen, so müssen sie es sein, welche nicht nur zuerst einen grösseren negativen Druck der Gefässluft aufweisen, sondern auch welche den grössten möglichen haben.

Diese zweifellos richtige Erklärung wurde im Wesentlichen bereits von Böhm gegeben. In seinem Aufsatze: „Ueber die Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen“ heisst es nämlich[1]): „Diese geringe Tension der Gefässluft im jüngsten Holze kann daher

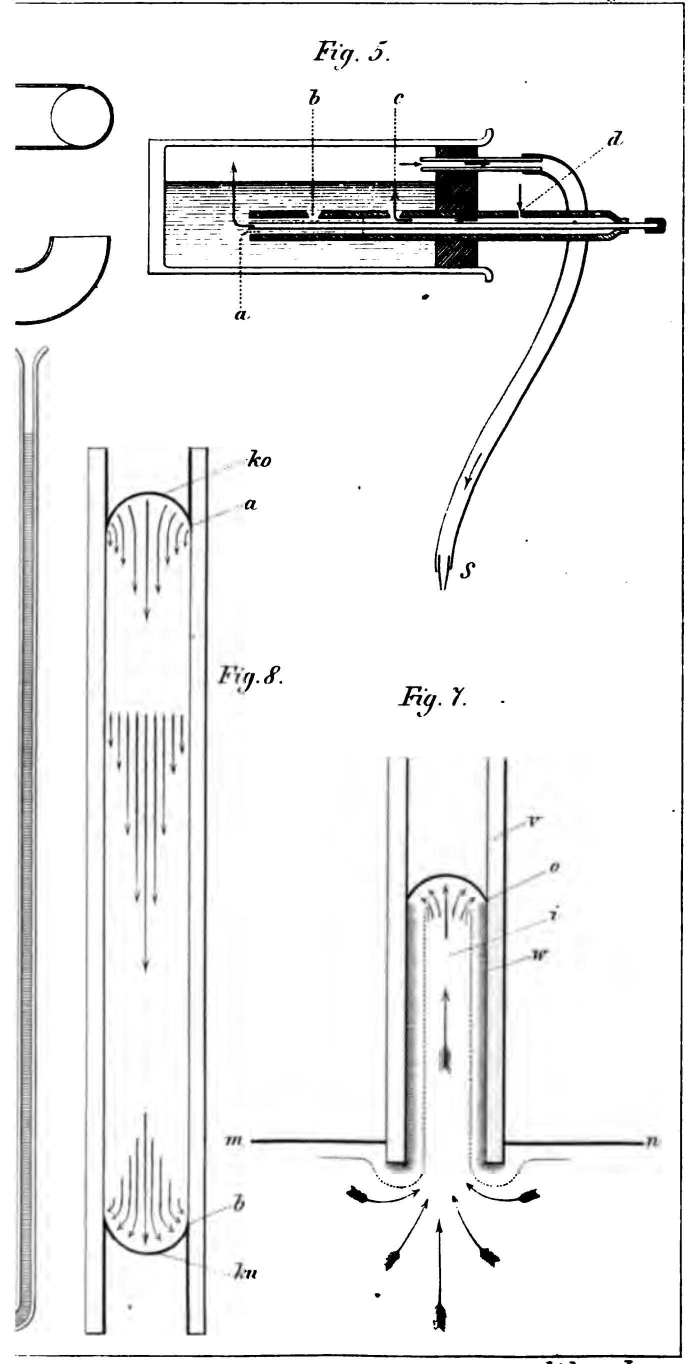
1) Landwirthsch. Versuchsstat. XX. p. 374 ff.





Lith. von Laue.





Lith. von Laue.



Ueber Vernarbung und Blattfall.

Von

Dr. Freiherr von Bretfeld.

I. Vernarbung.

Hugo von Mohl, der geflissentlich den Gebrauch des Ausdrucks „Narbe“ unterlässt, weil mit ihm die Eventualität einer Verwechselung der Blüthennarbe (stigma) verbunden, führte zuerst den der praktischen Medizin entnommenen Ausdruck „Vernarbung“ ein, um mit ihm jenen Prozess zu bezeichnen, durch welchen das Schliessen und Heilen von zufälligen Verletzungen oder von natürlichen in der Entwicklung der Pflanze bedingten Gewebetrennungen vollführt wird.

Sowohl der thierische Vernarbungsprozess (sei er ein solcher per primam intentionem oder mit Substanzverlust) als auch die durch Abschneiden eines Pflanzenorgans verursachte Vernarbung hat das Nämliche zum Resultat: die Bildung eines Gewebes, das die Wunde, resp. das entblösste Organ einerseits von der Luft abschliessen soll, andererseits die Aufgabe der Trennung des Guten vom Schlechten zu übernehmen hat. Wie wohl selbstverständlich, ist der Vorgang selbst beziehentlich ein ausserordentlich verschiedener; so ist die Narbe der thierischen Wunde in Bezug auf das Bindegewebe ein dem zu Grunde gegangenen Gewebe vollständig analoges, ein Reproduktionsgewebe, das durch die Metamorphose der aus den Capillaren hervortretenden Lymphkörpern entstehen soll[1]), während das Narbengewebe der Pflanze als ein vom Muttergewebe ganz verschiedenes erscheint und aller für den Stoffwechsel nothwendigen Eigenschaften entbehrt.

1) Eine auch von competenter Seite noch bestrittene Lehre.

Wie das thierische Gewebe sich von der weiteren Zerstörung durch einen eindringenden Körper schützt, indem derselbe durch reproduzirtes Bindegewebe verkapselt wird, so schützt sich beispielsweise die Kartoffel vor eingetretener weiter um sich greifender saprophytischer Zerstörung (eine Art Trockenfäule der Kartoffel) oder ein saftiger gesunder Stamm oder Wurzel vor einem irgendwie eingetretenen Stein durch eine widerstandsfähige Decke, in dem gewisse Gewebe des Organtheils bei der Bildung eines den Körper vollständig umkleidenden Vernarbungsgewebes thätig werden.

Abgesehen von den auf die Korkbildung sich beziehenden Arbeiten von Hartig, Schleiden, Schacht, Sanio, beschränkt sich die Literatur über den Vernarbungsprozess bei den Pflanzen auf eine einzige Abhandlung von Hugo von Mohl[1]), in welcher die Bildung der Blattnarben, der Vernarbungsprozess von Achsen und Wurzeln behandelt wird.

Indem ich nun auf die genannte Mohl'sche Abhandlung verweise, beschränke ich mich auf den von Mohl unberücksichtigt gelassenen Vernarbungsprozess der Knollen und Blätter und schliesse Untersuchungen über innere Verletzungen wie Allgemeines über Vernarbungsfähigkeit an.

Wenn künstliche oder natürliche Verletzungen zur Vernarbung gelangen, so besteht streng genommen die Narbe immer aus zwei Gewebearten, einer äusseren in Folge der Verwundung zerstörten und eingetrockneten Gewebelage, welche selbstverständlich niemals ausbleiben wird, sodann einer zweiten unter ihr liegenden Schichte, welche in den meisten Fällen aus Periderm besteht und aus dem jeweiligen von der ersten Gewebelage überdeckten Gewebe entstanden ist. Knollen von Solanum tuberosum, Helianthus annuus, Dahlia, die ich in einem feuchten Raum der Vernarbung überliess, bildeten ein exquisites Periderm; dasselbe kommt, wie schon bemerkt, in den unter der vertrockneten Zellschichte befindlichen Zellen, in manchen seltenen Fällen eine Zelllage tiefer zur Bildung. Niemals findet die Peridermbildung auf der ganzen Fläche statt; wenn der Schnitt glatt, ohne Unebenheiten und tief eindringende Risse zu bilden, ausgeführt wird, so sind es immer zunächst nur einzelne

1) Hugo von Mohl, Bot. Zeitung 1849, S. 641.

nicht bestimmte Stellen der Schnittfläche, deren Zellen durch Theilung zu Peridermzellen werden, und von welchen aus sich die Peridermbildung über die ganze Schnittfläche ausbreitet. Werden Kartoffeln durch Zerreissen getrennt, erhält man demnach eine mehr oder weniger unebene Wundfläche, so findet die Peridermbildung immer an den tiefer liegenden Stellen der Wundfläche früher statt als an den höher liegenden, was wohl darin seinen Grund haben mag, dass dieselben längere Zeit wasserreicher bleiben, indem eine geringere Oberfläche der Verdunstung preisgegeben und überdies eine grosse Menge Feuchtigkeit in derselben aufgesammelt wird. Successive verbinden sich alle Punkte der Peridermbildung, mag die Verwundung noch so unregelmässig ausgeführt worden sein, zu einer das Organ vor eventueller saprophytischer Zerstörung, überhaupt vor allen schädlichen Einflüssen vollständig schützenden Peridermdecke, an dessen Bildung sich alle Zellenarten mit Ausnahme der Spiralgefässe der Fibrovasalstränge betheiligen. Die Zelltheilungsfolge ist in allen Fällen centripetal. Die Stärkekörner schwinden allmälich in den zur Peridermbildung bestimmten Zellen. Die Körner schmelzen von den Seiten aus und erscheinen alsdann ellipsoidisch zusammengedrückt und kleiner. In anderen Fällen sind die Körner noch intakt geblieben, wenn auch bereits 1—3 Peridermwände zur Bildung kamen. Sind in den älteren noch nicht fertigen Peridermzellen keine Stärkekörner mehr vorhanden, so führt dann öfters die untere cambiale Zellenlage in einzelnen Fällen reichlich und intakt gebliebene Stärke. Doch ist das Verhältniss des Stärkereichthums der Zellen zum Alter der Peridermzellen durchaus kein constantes und ebenso ist in Betreff des Zellkernes nichts Bemerkenswerthes zu sagen. Dasselbe gilt von Dahlia- und Helianthus-Knollen. Da hier das Inulin in den zur Peridermbildung bestimmten Zellen gelöst ist und nur in den Zellen der vertrockneten Schichte in Form unregelmässiger, farbloser krystallinischer Bruchstücke erstarrt, so lassen sich auch beim Gebrauch rasch Wasser entziehender Mittel, also beim Auftreten von Sphaero-Krystallen in Betreff des Verhältnisses des Inulingehalts zur Peridermbildung keine Beobachtungen anstellen.

Mit fortschreitender Entwickelung des Periderms schwindet die Stärke immer mehr und wenn etwa 13—14 Peridermzellen gebildet

und verkorkt sind, ist nun schliesslich gar keine Stärke mehr vorhanden und die Peridermbildung hat ihr Ende erreicht.

Von dem Gedanken ausgehend, dass durch eine künstliche, das verletzte Organ nach aussen schützende Decke die Bildung der natürlichen Narbe, also die Peridermbildung als eine unnöthig gewordene unterbleiben würde, stellte ich folgende Versuche an:

Knollen von Kartoffeln, Dahlia und Helianthus wurden zunächst mit einem scharfen Messer geschnitten, die glatten Schnittflächen der Kartoffeln vermittelst eines glühenden Eisenblechs gebrannt. Die Schnittfläche der Dahlia-Knolle wurde in kochendem Wasser gebrüht und zwar so, dass nur zwei bis drei Zellenlagen zu Grunde gingen. Die Knollen wurden sodann in einen feuchten Raum gebracht und in demselben 14 Tage liegen gelassen. Das Resultat dieses achtmal wiederholten Versuches war stets ein negatives. Die obersten Zellen der Schnittfläche verschmolzen mit der darunter liegenden vollständig verkleisterten Zellparthie zu einer dicken elastischen impermeablen Decke; unterhalb derselben hatte sich im Vergleich mit der natürlichen Farbe, wenn auch ein wenig später, eine mächtige Peridermdecke gebildet. Ebenso kam bei der Dahlia-Knolle, deren gebrühte Schnittfläche in Folge des erstarrten Inulins eine feste Decke darstellte, das Peridermgewebe zur Bildung. Die Versuche wurden auch fernerhin in Betreff der Verletzungsart ausgedehnt, indem theils glühende, theils kalte Nadelstiche der Vernarbung überlassen wurden und auch da, unter Anbringen von vielfachen Modificationen, wie Luftabschluss, feuchte Erde, trockener Sand, war eine Peridermbildung, die nur in Betreff der Zeit variirte, ohne jedoch in dem Variiren eine Regelmässigkeit zu zeigen, das Resultat.

Auf welchen Irrthum die Angabe Schacht's[1]) beruht, dass Kartoffeln, deren Schnittfläche nach oben zu liegen kommt, einfach vertrocknen, dagegen solche, die auf der Schnittfläche liegen, lebhaft Periderm bilden, konnte ich nicht eruiren.

Bei wiederholten Versuchen zeigte sich die Kartoffel in Betreff der Peridermbildung gegenüber der Lage der Schnittfläche vollständig gleichgültig. Die Zeitdifferenz war von keiner Bedeutung. Die in der Landwirthschaft ziemlich verbreitete Ansicht, dass Kartoffeln,

---

1) Schacht: Anatomie und Physiologie der Gewächse, S. 291 I. Theil.

deren Schnittfläche gegen den Boden gekehrt ist, besser zur Entwickelung kommen, erhält demnach nicht darin seine Begründung, dass in diesem Falle das vor Parasiten schützende Periderm früher oder mächtiger oder überhaupt nur bei dieser Lage zur Entwickelung kommt, sondern die eventuell gemachte Wahrnehmung einer besseren Entwickelung der Pflanzen mag in dem Umstande seine Erklärung finden, dass die Triebe derselben einen kürzeren Weg bis zur Bodenoberfläche zu durchsetzen haben, als es bei Kartoffeln der Fall, deren Schnittfläche nach oben zu liegen kommt, in welchem Falle die Triebe einen krummen, an Widerständen reicheren Weg durchsetzen müssen [1]).

Auf die Frage, unter welchen Verhältnissen, wodurch beeinflusst die Befähigung zur Vernarbung vorliegt, wird im Allgemeinen in der Theilungsfähigkeit der Zelle die Antwort zu suchen sein, und es wird später bei der Untersuchung der Vernarbung der Blätter sich herausstellen, dass grosse, wasserhaltige Zellen, deren Wände wasserreich sind, überhaupt alles parenchymatische Gewebe, gleichgültig, ob chlorophylhaltig, oelhaltig oder krystallreich, sofern ihm nur noch Lebensthätigkeit eigen, fähig ist, Periderm zu bilden. Zellen, die bereits einen Verdickungsprozess eingegangen haben, sind zur Peridermbildung unfähig.

Man kann darum nicht von einer erhöhten Vernarbungsfähigkeit der Knollen z. B. gegenüber den Stengelorganen oder den Wur-

1) Dass im Ackerboden den Knollen beigebrachte Wunden in der That in demselben vernarben, konnte ich an Kartoffeln, die ich durch die gütige Vermittelung des Herrn Hofrath Prof Dr. Schenk erhielt, constatiren. In der Nähe von Leipzig erntete ein Landwirth auf einem kleinen Areal Kartoffeln, die seltsamer Weise sämmtlich gesprungen gewesen. Die Sprünge waren meist klaffend, liefen auf der Oberfläche einander parallel oder kreuzten sich und bildeten sodann je nach der Zahl der sich kreuzenden Sprünge regelmässige drei- oder mehreckige Pusteln. Die Sprünge sind offenbar dadurch entstanden, dass die Knollen, nachdem sie in ihrer Hauptentwickelungsperiode eine abnorm grosse Menge Wasser aufgenommen, in Folge der plötzlich darauf folgenden andauernden Dürre und der durch dieselbe verursachten Spannung Risse erhielten, etwa in der Art der überreifen Früchte (Pflaumen, Pfirsich). Da diese seltsame Erscheinung nur auf dem einen Areal auftrat, werden ausser den genannten Ursachen noch besondere Umstände, wie Lage, Bodenqualität, besondere Absorptionsverhältnisse u. dgl. in Frage kommen müssen. Die Sprünge waren, als die Knollen geerntet wurden, durch ein üppig entwickeltes Periderm vernarbt. Die Knollen waren sonst von normaler gesunder Beschaffenheit.

zeln gegenüber den Blättern reden, da nicht das Organ an und für sich die Vernarbungsfähigkeit bedingt, sondern dieselbe direkt abhängig ist von der Art seiner anatomischen Zusammensetzung, ohne Rücksicht darauf, ob das Organ Phyllom oder Caulom ist.

Ebensowenig ist die Vernarbungsfähigkeit ferner von der Art der Verwundung abhängig. Mag die Wunde auf noch so mannigfache Weise, als Brennen, Brühen der Schnittfläche, Stich, Stoss beigebracht worden sein, so lange noch vernarbungsfähiges Gewebe vorhanden, kommt die Vernarbung zu Stande.

Nicht allein äussere, mit oder ohne Substanzverlust, auch innere Verletzungen sind im Stande zu vernarben.

Ein auffallendes Beispiel einer inneren Verletzung ist eine Art Trockenfäule der Kartoffel, wie sie durch Eindringen von Saprophyten verursacht wird. Das Eindringen derselben geschieht von den Augen aus, indem diese zunächst der Krankheit verfallen und von ihnen aus meist ohne wahrnehmbare Veränderung am Aeusseren der Kartoffel die Krankheit nach innen dringt und an verschiedenen Stellen der Knolle stationirt. Passend geführte Schnitte zeigen deutlich, dass der Infektionsheerd ringsum von in lebhafter Peridermbildung befindlichen Zellen umgeben ist. Es stossen die Zellwände oft zu einem genau verlaufenden Bogen, dessen Dicke aus 4—8 nach centripetaler Theilungsfolge entstandenen Korkzellen besteht, aneinander.

Um jedoch innere Verletzungen bei fast vollständig intakt gebliebenen Aeusseren des Organs untersuchen zu können, stellte ich mit Begonia incarnata und Coleus derart Versuche an, dass ich die Stengel derselben um ihre eigene Achse vorsichtig bis zur äussersten Spannung drehte, darauf achtend, dass keine äussere Verletzung stattfand. Nach 18 Tagen constatirte ich eine vollständige Vernarbung einer inneren Verletzung.

In verschiedenen Höhen der Achse ausgeführte Querschnitte zeigten, dass die Torsion eine zur Achse parallel gestellte innere Verwundung effektuirte, die im Zerren und Zerreissen der Parenchymzellen an einer bestimmten Stelle des an das Holz grenzenden Markes bestand. Das Periderm bildete im Querschnitt einen ellipsoidischen Bogen, dessen Enden dem Interfascicularcambium anlagen; an einem tieferen Schnitt desselben Stengels war das junge

secundäre Holz mit in die Verletzung gezogen und um dieselbe hatte sich ein Vernarbungsring gebildet, zu welchem Mark und secundäres Holz das Periderm geliefert hatten. Es ist damit der Beweis gegeben, dass derartige durch äussere Einflüsse, wie Druck, Drehung, Spannung verursachte Verletzungen sich auf das Innere des Organs beschränken können und durch innere Peridermbildung vernarben, ohne dass die Pflanze dabei zu Grunde geht, und in der That brachten mich Pflanzen mit innerer Peridermbildung zum Anstellen obiger Versuche.

Der Vernarbungsprozess der Achsenwunden ist, insofern er in einem Peridermbildungsprozess von Hugo von Mohl[1]), oder in Kallusbildung besteht, von Stoll[2]) in Berücksichtigung gezogen worden. Künstliche wie natürliche Verletzungen werden mehr oder weniger rasch durch Peridermbildung oder Eintrocknung oder bei mehr oder weniger verholzten Achsen durch Kallusbildung vernarbt.

Von der Vernarbungsfähigkeit der Blätter jedoch ist mit Ausnahme einer von Mohl gemachten Bemerkung, dass wohl selten Blätter zur Vernarbung befähigt sind[3]), es sei denn, dieselben wären dick und fleischig, wie Aloe margaritifera (weniger sollen zur Vernarbung befähigt sein Agave americana, Sanseviera guineensis) bisher nichts bekannt geworden.

Ich habe daher eine grössere Anzahl von Blättern auf ihre eventuelle Vernarbungsfähigkeit untersucht und nenne einige derselben:

Aloe margaritifera, abessinica, vulgaris, Rochea falcata, Agave americana, Sanseviera guineensis, Eranthemum pulchellum, Bryophyllum cymosum, Peperomia incana, blanda, arifolia, magnoliaefolia, Begonia semperflorens, incarnata, Haworthia, Clivia nobilis, Clusia flava, Gasteria, Lepismium paradoxum, Cymbidium aloefolium, ensifolium, Epidendron ciliare, Oncidium incuroum, Stanhopea graveolens, Laelia anceps, Encephalartos, Octomeria graminifolia, Maxillaria pallidiflora, crassifolia etc.

Bei Camellia japonica, Eranthemum pulchellum, Encephalartos

---

1) H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1849 S. 646.
2) Stoll, Bot. Zeitung 1874 S. 737.
3) H. v. Mohl. Bot. Zeitung 1849 S. 648.

vernarbte die Wundfläche blos durch eine Vertrocknung der Wundfläche.

Mit Ausnahme einiger vereinzelter Theilungen in den Pallisadenzellen bildete Camellia japonica kein Periderm. Das Blatt hat ihrer durch das Gewebe sich allseitig hinziehenden ästigen Sclerenchym-Fasern wie der geringen Zellgrösse wegen eine erhöhte Resistenz-Fähigkeit dem Desorganisations-Prozess gegenüber, noch erhöht durch den grossen Fett- und geringen Wassergehalt des Zellinhalts, wie durch die derben wasserarmen Zellwände.

Zur Bildung einer exquisiten oft mächtigen und eigenthümlich combinirten Narbe kam es bei:

Begonia semperflorens, Bryophyllum, Peperomia incana, blanda, magnoliaefolia, Gasteria, Aloe abessinica, vulgaris, margaritifera, Clusia flava, Clivia nobilis, Sanseviera guineensis, Agave americana, Lepismium paradoxum.

Im Ganzen richtet sich die Anordnung des Periderms nach dem durch den Schnitt hervorgeführten Gewebeverlust, nach der Richtung der Verletzung. Bei Querschnittwunden der Begonia-Blätter sind die Chlorophyll führenden Zellen zunächst zur Theilung gekommen; sie erweiterten sich oft zu einem eigenthümlich gestalteten Peridermmuttergewebe; die beiderseitig angrenzenden wasserhaltigen Zellen der mehrschichtigen Epidermis, die Chlorophyllzellen bis an's 5fache an Grösse überragend, erfuhren schräg gegen die Chlorophyll führenden Zellen gerichtet, 3 bis 4 Theilungen in der Art, dass die Theilungswände die tangentiellen Wände der Chlorophyllzellen in ihren Insertionen treffen. Ueber die Lage und Richtung der Theilungswände des Periderms, die oft eigenthümlich so willkürlich sein kann, dass der Charakter (im jugendlichen Zustande) eines Periderms verblasst, findet man die günstigsten Aufschlüsse bei Vernarbung der Peperomia-Arten: Peperomia blanda, incana, magnoliaefolia, arifolia, indem hier die oft sehr grossen Zellen des Wassergewebes durch sich kreuzende Wände in eine für die Peridermbildung vortheilhaftere Grösse verwandelt werden. Das ist jedoch eine seltene Erscheinung, denn in der Regel erweiterten sich die Zellen des Wassergewebes wie die Clorophyllzellen ellipsoidisch und bilden ein centripetal angelegtes Periderm. Die Zellen der blos aus einer Zellenlage bestehenden Pallisadenschichte entwickeln unterhalb der

Wunde einen halbkugelförmigen Wulst, der die Wand der anstossenden grossen wasserhaltigen Zellen verdrängt und das Lumen derselben verengert. Dieser Wulst besteht bei vollständiger Vernarbung aus Peridermzellen, dessen Mutterzellen die Mesophyll- und Pallisadenzellen sind und entsteht dadurch, dass die aus einer Lage bestehenden Pallisadenzellen sich zunächst durch zur Wundrichtung senkrechte Wände in zwei Lagen theilen und unter gleichzeitiger horizontaler Theilung der Mesophyllzellen in dem Maasse auf die benachbarte wasserhaltige Zelle einen Druck ausüben als die weiteren Peridermtheilungen im Pallisaden- und Mesophyllgewebe fortschreiten; das aus beiden entstandene Periderm nimmt sodann die erwähnte Gestalt an und drängt sich unter Verengerung des Lumens der benachbarten Zelle in die letztere hinein.

Nichtsdestoweniger schliessen sich an die Wandinsertionen des Peridermwulstes die alsbald durch die wasserhaltige Zelle schräg verlaufenden Peridermwände an. Bei Blättern, an deren Mesophyll sowohl auf der Blattoberseite als Blattunterseite eine Pallisadenschichte angrenzt, dieser wiederum wasserhaltige Zellen[1]) anliegen, erhält das aus Mesophyll- und Pallisadenzellen hervorgegangene Periderm eine kugel- oder eiförmige Gestalt. An dasselbe schliesst sich beiderseitig das aus den wasserhaltigen Zellen entstandene Periderm an. Es hängt, wie schon einmal bemerkt, die Form der Narbe von der Richtung ab, in der die Verletzung durch das Organ verläuft und die Ursache der Abhängigkeit liegt wiederum in der Eigenthümlichkeit des zur Vernarbung dienenden Periderms, dass die erste Theilungswand, sofern sie eine echte Peridermwand, immer fast genau parallel zu der Wundrichtung angelegt wird, welchem Gesetze sodann alle übrigen Peridermwände folgen. Nebenbei gesagt, konnte ich auch hier, wo das Material für Untersuchungen über Zellenkerntheilung äusserst günstig, niemals Theilungen im Sinne Strassburgers[2]) weder an Spirituspräparaten, noch an frischen Schnitten, die doch eigentlich nur massgebend sein können, sofern

---

1) Ich gebrauche den Ausdruck „wasserhaltige Zellen", obwohl er kein ganz correcter ist, um die weiteren Schichten der mehrschichtigen Epidermis von den eigentlichen Epidermiszellen zu trennen wie auch der Kürze wegen; nur die ersteren kommen hier in Betracht.

2) Strassburger: Zellbildung und Zelltheilung, S. 26.

man nicht Gefahr laufen will, durch die Wasserentziehung hervorgerufene Deformationen für Stadien der Zellkerntheilung anzusehen, finden.

Eigenthümlich sind die meist an die Epidermis anstossenden Zellen des Wassergewebes in manchen Fällen mit einem fast das ganze Lumen ausfüllenden Oeltropfen versehen, der sich auf Zusatz von Alkohol oder Aether löst, oder auf Zusatz von Kali verseift; dieselben kommen fast bei allen Peperomia-Arten vor. Bei Orchideen-Blättern sind sie im Mesophyll ebenfalls ziemlich häufig zu finden, wobei die Oberfläche derselben zu einer gitterförmig gezeichneten Schale umgewandelt erscheint. Die Oeltropfen enthaltenden Zellen der Innenepidermis der Peperomia-Arten habe ich niemals an der Peridermbildung betheiligt, häufig im Periderm intakt gefunden. Peperomia incana, an deren äusseren Epidermis sich die aus 4 Lagen grosser wasserhaltiger Zellen bestehende Innenepidermis anschliesst, hat in den äusseren Lagen derselben die besprochenen Oeltropfen; hierauf folgt eine Schichte Pallisadenparenchym, ein bis drei Zellenlagen Mesophyll, im Anschluss an die Blattunterseite ein kleinzelligeres theils Oeltropfen, theils Raphidenführendes, wasserreiches Gewebe, endlich die behaarte Epidermis der Blattunterseite. Verschiedene durch Querschnitte erzeugte Verletzungen zeigten, dass in der Regel sich die Zellen des kleinzelligen Hypoderms mit Ausschluss der Oelkörperzellen und Raphidenschläuche zunächst zur Peridermbildung anschicken, [illegible] kann die Peridermbildung der Pallisadenzellen mit der [illegible] Ausbauchung gegen die angrenzenden Hypodermzellen folgt, bis endlich das grosszellige Hypoderm von der Peridermbildung ergriffen wird. In der bereits in Verkorkung begriffenen Nähe kann man selbstverständlich die von der Peridermbildung ausgeschlossenen Zellen nicht mehr intakt sehen, da dieselben der durch die Peridermbildung verursachten Spannung nachgebend zusammengedrückt werden, so dass man nur mehr Raphiden- und Oelkörper [illegible]. Am deutlichsten kann man das Verhalten der Raphidenschläuche bei Agave americana und Gasteria betrachten, [illegible] aus [illegible] welche [illegible] zu bilden. [illegible] Krystalle führen. Die beträchtliche

Grösse derselben in den Blättern der Clivia nobilis befähigt sie zur genaueren Beobachtung ihres Verhaltens bei der Peridermbildung. Dieselben sind bei der allgemeinen Peridermbildung mit thätig und sind ebenso wie die kleinen Krystalldrusen mancher Mesophyll-Gewebe (Peperomia-Arten) ohne Einfluss auf die herrschende Zellentheilungsfolge des Periderms. Nur ist hier die immer wiederkehrende Erscheinung (auch bei dem grosse Krystalle führenden, durch grosse Lufträume getrennten maschenförmigen Gewebe von Menyanthes trifoliata beobachtet) auffallend, dass das Octaeder-Krystall bei vollständig ausgebildeten Periderm immer nur entweder in der ältesten, also äussersten Korkzelle, oder in der jüngsten noch theilungsfähigen Zelle des Periderms zu finden ist. Diese Erscheinung ist nicht, wie ich ursprünglich glaubte, die Folge einer partiellen oder allgemeinen Theilungsfolgeänderung, sondern ist im Gegentheil durch die centripetale Theilungsfolge begründet, indem, je nachdem in der zur Peridermbildung bestimmten Zelle der Krystall nach der Anlage der ersten Peridermwand in die obere verkorkende oder in der unteren Phellogen-Zelle zu liegen kommt, der Krystall in dem ersten Falle selbstverständlich in der obersten Korkzelle verbleiben und schliesslich zerfallen, in dem anderen Falle jedoch der bei jeder erneuerten Zelltheilung erzeugten Protoplasma-Strömung folgend, in die Phellogen-Zelle wird wandern müssen.

Die Wundnarbe des Blattes der Clivia nobilis zeichnet sich überdies dadurch aus, dass auch die Epidermiszellen an der Bildung des Periderm sich betheiligen können — ein Ausnahmefall. Makroskopisch zeigt die Stelle der Vernarbung eine fühlbare Erhebung auf der Blattoberfläche. Sie rührt von der Betheiligung der einschichtigen Epidermis an der Peridermbildung her, indem die durch das Mesophyll und die Pallisadenzellen in einem regelmässigen Bogen durch den zur Achse parallel geführten Blattquerschnitt verlaufende Vernarbung auf der Blattober- und Blattunterseite durch eine an der Peridermbildung ebenfalls mitbetheiligte Epidermiszelle ihren vollständigen Abschluss erreicht. Häufig tritt dann durch die Erweiterung der Epidermiszelle eine Loslösung der Cuticular-Schalen von der Cellulose-Lamelle ein. Es kann auch der Fall eintreten, dass bei Betheiligung zweier Epidermiszellen an der Peridermbildung die

gemeinschaftliche Wand in Folge der Erweiterung zerreisst und die Peridermwände in denselben ohne Zusammenhang bleiben.

Von den früher genannten Blättern giebt es eine beträchtliche Zahl, die niemals trotz aller für eine Peridermbildung vorhandenen Eigenschaften eine solche eingehen. Hierber gehören:

Cymbidium aloefolium, insigne, ensifolium, Epidendron ciliare, Vanda furca, Oncidium incurvum, Stanhopea graveolens, Laelia anceps, Octomeria graminifolia, Maxillaria crassifolia, pallidiflora.

Einige derselben vernarben unter Schwinden von Chlorophyll und Auftreten von Oel durch Vertrocknung des verletzten Gewebes.

Bei den meisten der untersuchten Orchideen jedoch, und zwar bei:

Cymbidium aloifolium, ensifolium, Laelia anceps, Epidendron ciliare, vitellinum, Octomeria gramanifolia, Maxillaria pallidiflora, crassifolia, ist es ein von der Peridermbildung wesentlich verschiedener Prozess, durch welchen die Vernarbung stattfindet.

Unterhalb den zerstörten Zellen fällt nämlich eine aus einer oder mehreren Zellenlagen bestehenden Schichte in's Auge, die sich von dem gewöhnlichen Mesophyll durch eine mässige Verdickung der Zellwände unterscheidet. Die Zellwände werden nicht gleichmässig verdickt. Sie enthalten verschieden grosse, zart umschriebene Poren, die in ihrer Gesammtheit das Aussehen von Netzfaserwänden geben. Ich bemerke im Voraus, dass diese Netzfaserartigen Zellen auch ausserhalb der Blattnarbe und zwar in der Regel als Begleiter des dem Fibrovasal-Strang umgebenden Parenchyms zu finden sind, was keineswegs gegen die Annahme, dass besagte Zellen die Vernarbung ausmachen (sofern sie unterhalb der zerstörten Zellen liegen), spricht, da überhaupt alle nachträglichen Zelldifferenzirungen zu der eben genannten Verdickung (bei den Orchideen) zu neigen scheinen. Weiterhin bei der Betrachtung des Blattfalles (zweiter Theil) werden wir sehen, dass diese Netzfaserartigen Zellen Begleiter einer energischen Sclerose werden und gleichsam als initiale, auf eine Lamelle beschränkte Sclerose aufgefasst werden können, wo sie denn ebenfalls als von vornherein angelegte Blattnarbenzellen gelten. Der Verdickung der Zellwände geht immer ein Schwund des Chlorophylls, in welchen die Stärkekörner eingebettet liegen, hierauf Schwund der Stärkekörner und, wie ich auch öfters beobachtet, ein Zerfallen des

Zellkerns voraus. Die Stärke kommt, wie bei der Peridermbildung für die Peridermwände, hier für die Zellverdickung als Cellulosebaumaterial zur Verwendung. Am prägnantesten sind die Netzfaserartigen Zellen ausgebildet bei Cymbidium aloefolium, mit etwas grösseren Poren versehen: Epidendron ciliare, weniger prägnant bei Octomeria und den übrigen oben genannten Orchideen. Ebenso häufig und deutlich kommen sie ferner in den Blattnarben fast sämmtlicher Orchideen, als selbstständiger Ring auf der Blattnarbe von Maxillaria pallidiflora vor. (Das Nähere siehe zweiten Theil.) Gewöhnlich ist dabei das reichhaltigere Auftreten von fetten Oelen theils als fest erscheinende, in ihrer Oberfläche eigenthümlich veränderten fettigen Oelkörpern (vergl. früher), theils schon in kleinere Fettkügelchen vertheilt, in den noch nicht zu Netzzellen verdickten Zellen. Hat die Verdickung bereits stattgefunden, so ist kein Oel mehr vorhanden, und sind nur Spuren von Stärke und Chlorophyll, selten Zellkerne zu sehen.

Meine Untersuchungen ergeben demnach das Resultat, dass bei der Vernarbung nicht immer eine Peridermbildung eintritt, dass selbstverständlich jedem Vernarbungsprozess eine Austrocknung des verletzten Gewebes vorausgehen muss, dass jedoch der Vernarbungsprozess in manchen Fällen auf die Vertrocknung der Wundfläche sich beschränkt und dass endlich noch ein dritter von den anderen ganz verschiedener Prozess die Vernarbung bewerkstelligen kann.

Es giebt also drei verschiedene für bestimmte Pflanzen typische Vernarbungsarten:

1. Vernarbung durch Eintrocknung der Wundfläche.
2. Vernarbung durch Peridermbildung.
3. Vernarbung durch Bildung von Netzfaserartigen Zellen.

Was das Verhalten der Fibrovasal-Stränge zur Vernarbung anbelangt, so spielen dieselben eine nur passive Rolle. In keinem Fall habe ich eine Betheiligung derselben bei der Vernarbung von künstlichen als auch durch den Blattfall verursachten Verletzungen beobachten können, sofern sie im differenzirten Zustande gewesen. Sie gehen öfters auf eine bedeutende Strecke in das Innere des Blattes mit intensiver Braunfärbung zu Grunde und werden alsdann, wie es auch Hugo v. Mohl beobachtet, allseitig durch eine Peridermhülle, die von dem Oberflächen-Periderm aus gegen die absterbenden

Stränge zu sich erstreckt von dem übrigen Zellgewebe getrennt und endlich durch das immer mehr wuchernde Periderm zusammengedrückt und zerrissen, so dass es alsdann den Anschein hat, als ob die Fibrovasal-Stränge selbst an der Bildung der Peridermnarbe betheiligt gewesen. Das Gleiche gilt, wie es sich im zweiten Theile ergeben wird, in Bezug des Verhaltens der Stränge zur Blattnarbe bei den auf den Blattfall untersuchten Dracaeneen, Aroideen, Orchideen.

II. Blattfall.

Nach vielen von Duhamel, Du Petit Thouars, Mustel, Murray, Vrolik, hierauf Schulz, Decandolle, Treviranus, Schacht, Mettenius gegebenen Erklärungsversuchen war es zuerst Hugo von Mohl[1]), der den Blattfall als einen durch anatomische Veränderungen verursachten Prozess erkannte. Schacht[2]) machte gleichfalls den Blattfall von demselben vorangehenden anatomischen Veränderungen abhängig und erklärte die Veränderungen selbst als einen Korkbildungsprozess. In neuester Zeit schliesst sich Hartig[3]) derselben Ansicht an, indem er den Blattfall von einer Umwandlung der ursprünglichen Zell- und Fasergewebe des Blattstiels in eine vorzugsweise (?) aus Korkzellen bestehende Schichte, die später die Blattnarbe bedeckt, abhängig erklärt.

H. v. Mohl jedoch macht es zweifellos, dass die von Schacht gemeinten Veränderungen nicht die Ursache des Blattfalles sind, dass die Korkbildung nicht die primäre, sondern eine für den Blattablösungsprozess selbst unwesentliche secundäre Erscheinung ist, welche mit dem eigentlichen Blattablösungsprozess nichts zu thun hat.

H. v. Mohl's Untersuchungen beziehen sich nur auf: Ailanthu glandulosa, Gymnocladus canadensis, Robinia, Gleditschia u. s. w..

1) H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1860 S. 1
2) Schacht, Anatomie und Physiologie der Gewächse I. Thl S. 292.
3) Hartig, Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen 1878 S. 221.

demnach die ihre Blätter periodisch abwerfenden dicotylen Gewächse. Ich will zunächst die Resultate seiner Untersuchungen in Kurzem erwähnen und sodann meine Untersuchungen anschliessen.

Bei den meisten Blättern genannter Gewächse tritt geraume Zeit vor ihrem Abfall eine mehr oder minder intensive Farbenveränderung ein, bei manchen von einer merklichen Abnahme der Saftfülle begleitet, die sich entweder durch eine Verschrumpfung der Blattlamina oder durch Austrocknung des Blattstielmarkes zu erkennen giebt, während in manchen Fällen die Rinde der Zweige um diese Zeit auffallend von Saft strotzt. In den letzten Wochen vor dem Blattfall findet nun in allen Fällen eine auffallende anatomische Veränderung ausserhalb des Rindengewebes des Blattstieles, gewöhnlich in der unteren Region des Blattstielwulstes, selten zwischen demselben und dem Blattstiele statt. Das anfänglich gleichförmige parenchymatische Gewebe der Rinde, des Gelenkes und des Blattstieles zerfällt in drei mehr oder weniger von einander abweichende Theile, in das Rindenparenchym, das rundzellige Gewebe und das Parenchym des Blattstieles, die von einander mehr oder weniger scharf getrennt erscheinen. Das rundzellige Gewebe, welches meist aus nur wenigen Zellenlagen des Parenchyms entsteht, ist es nun, in dem die Trennung des Blattes stattfindet. Es ist also eine nachträgliche kurze Zeit vor dem Blattfall stattfindende Veränderung im fertigen Parenchym, die Bildung der rundzelligen Zone als der eigentlichen Trennungsschichte, das wesentliche Moment im Blattablösungsprozess und ist nicht etwa in einem eigenthümlichen Baue des Blattgelenkes, welcher etwa schon längere Zeit vor dem Abfallen des Blattes vorhanden ist und die spätere Trennung allmälig einleitet, zu suchen. Die unter der Trennungsschichte befindlichen Zellen aber sind zur Vernarbung bestimmt, die entweder durch Periderm-bildung, oder durch Eintrocknung, oder durch Hinterlassen einer sogenannten glatten Narbe, d. h. einer Narbe, die durch Verdickung des in der Blattstielachse frei liegenden parenchymatischen Gewebes des Blattkissens gebildet wird (Baumfarme), stattfindet. Später soll gezeigt werden, dass in anderen Fällen auch die im ersten Theil besprochene Vernarbungsart durch Netzfaserbildung vor sich gehen kann. Das Abfallen der Zweigspitzen, der gemeinschaftlichen Blattstiele der Fiederblättchen selbst, der Scheinachsen des Blüthenstandes,

der Stiele männlicher Blüthen, hermaphroditer Blüthen, der Perigon und Kelchblätter beruht auf denselben Vorgängen, ohne dass es jedoch in diesen Fällen zu einer dem Abfall nachfolgenden Peridermbildung kommt.[1]) Von diesem Prozess der Ablösung schloss Mohl die Trennung der häutigen Pericarpien aus, da dieselbe seiner Meinung nach Folge von hygroskopischen Verhältnissen der vertrockneten Gewebe ist.[2])

G. Kraus[3]) jedoch zeigte, dass das Aufspringen trockner Pericarpien ebenfalls durch die Bildung einer Trennungsschichte veranlasst wird, auf die ich an anderer Stelle noch Bezug nehmen werde.

Von dem Blattablösungsprozess der Monocotylen ist in den Mohl'schen Arbeiten nur in so weit die Rede, als das Hinterlassen einer den Blattfall folgenden Peridermnarbe seiner Vermuthung nach auch auf die baumartigen Monocotylen ausgedehnt wird[4]), ohne jedoch auf das Nähere des anatomischen Vorganges des Ablösungsprozesses weiter einzugehen.

Eine nähere Untersuchung jedoch wird zeigen, dass in dem Ablösungsprozess der Blätter baumartiger Monocotylen den dicotylen Bäumen mit periodischem Blattfall gegenüber ein wesentlicher Unterschied vorhanden ist, wenn man die Entwickelungsgeschichte in Berücksichtigung zieht. Im Leben des dicotylen Blattes tritt durch Temperaturwechsel, anomale Wasserzufuhr, nicht allein periodisch im Herbst, sondern öfters durch plötzlich wirksame Einflüsse herbeigeführt, eine Stockung des Assimilationsprozesses ein. Das Blatt schickt sich mit den früher besprochenen Anzeichen seines Todes zum Abfallen an und die Trennung findet in Folge der anatomischen Veränderung (bei verschiedenen Pflanzen in verschiedenen Zeitintervallen auftretend) statt. Anders bei den untersuchten baumartigen Monocotylen, Orchideen, Aroideen.

Bei den Blättern der baumartigen Monocotylen sind, wie Längsschnitte durch die Terminalknospen von Dracaena reflexa cernua, angustifolia, fontanesiana, Jucca gloriosa, Aletris fragrans zeigen, die

1) H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1860 No. 31 S. 273.
2) H. v. Mohl, Bot Zeitung 1860 S. 277.
3) G. Kraus, Pringsheim'sche Jahrbücher V. Bd. S. 96.
4) H. v. Mohl, Bot. Zeitung 1849 S. 645.

Stellen, in denen späterhin die Blätter abfallen, schon im Jugendzustande deutlich markirt, einmal durch eine Epidermisfurche oberhalb der Uebergangszone des Stammes in das Blatt, an welcher die angrenzenden später sclerotischen Zellen des Hypoderms theilnehmen (bei einigen Dracaneen fehlt diese anatomische Marke) und ausserdem immer durch eine, aus kleineren, rundlichen, parenchymatischen Zellen bestehende Gewebezone, genau in der Insertionsfläche gelegen. Es ist bekannt, dass bei den meisten Monocotylen, insbesondere bei solchen mit langen an der Basis scheidenförmigen Blättern die Blätter durch vorwiegend basilares Wachsthum wachsen, indem die Blattbasis noch lange in jugendlichen entwickelungsfähigen Zustand verbleibt, wenn die dem Scheitel näheren Theile längst in Dauergewebe umgewandelt und ausgewachsen sind.[1])

Diese Schichte nun, von der das basilare Wachsthum des Blattes ausgeht, liegt hier etwas oberhalb der Insertionsfläche und schliesst sich unmittelbar an die bereits erwähnte Zone der jugendlichen entwickelungsfähigen runden in der Insertionsfläche gelegenen Zellen an. Nachdem nun das Blatt vollständig entwickelt ist, das basilare Wachsthum aufgehört und sodann nach einiger Zeit die physiologische Funktion des Blattes ihr Ende erreicht hat, stirbt dasselbe durch die Thätigkeit der darunter liegenden mit der allgemeinen Gewebedifferenzirung sich entwickelnden Zone.

Im jugendlichen Zustand sind die Zellen dieser basalen Schichte reich an Oel: häufig ist das Oel gerade nur auf diese Zellen beschränkt, während die jugendlichen Parenchymzellen unterhalb und oberhalb der Schichte nur vereinzelte Oeltropfen enthalten, in denselben dagegen die Ausbildung der Raphiden beginnt.

In ganz jungen Blättern findet man diese Gewebezone in noch lebhafter Theilung begriffen. Am deutlichsten lässt sich die Entwickelung der Zone in dem Terminalspross der Dracaena cernua studiren. Die Zone geht direkt in das Meristem des Stammkegels über und in ihr kommt der anatomische Trennungsapparat zur Entwickelung. Das Oel schwindet in den sich zunächst ein wenig streckenden Zellen der Zone, es wird spärlicher in dem Meristem des Stengels und lokalisirt sich vornehmlich in die den Blattwinkel

1) [illegible] 1874 S. 162.

umgebenden Zellen der Basalzone; allmählig hört das basale Wachsthum auf und das Blatt schickt sich zur Trennung an. Bevor jedoch die Trennung vor sich geht, findet in einem bestimmten Theil des Trennungsgewebes eine Veränderung statt, die weiter noch eingehender zur Sprache kommen soll.

Ein ähnlicher Vorgang spielt sich beim Aufspringen trockener Perikarpien ab. Auch hier ist nach G. Kraus[1]) die Trennungslinie genau anatomisch markirt durch eine das Perikarpialgewebe durchsetzende Zellreihe besonderer Bildung, deren Differenzirung gleichzeitig mit der allgemeinen Gewebedifferenzirung des angelegten Fruchtknotens vor sich geht und nicht erst das Resultat einer späteren Lebenszeit ist. Hier also ist wie beim Blattfall der baumartigen Monocotylen die Trennungslinie genau markirt und auch hier hält die Bildung der Zone mit dem Wachsthum resp. der allgemeinen Gewebedifferenzirung gleichen Schritt.

Die nach dem Aufhören des basilaren Wachsthums des Blattes eintretende Veränderung besteht zunächst aus einer Abrundung der Zellen der Trennungsschichte; ferner findet in der schon früher genannten Epidermisfurche der Blattrückenseite, oder wenn die Furche fehlt, genau in der Insertionsfläche eine Differenzirung der unteren Lagen der Rundzellen statt, die darin besteht, dass sich die Zellen um das dreifache ihrer ursprünglichen Wanddicke verdicken und zwar nicht zu gleicher Zeit an allen Punkten der Zone, sondern, von dem äusseren oder inneren Blattwinkel aus fortschreitend, gegen die Mitte der Insertionsstelle. In manchen Fällen ist die Verdickung nur in den beiden Blattwinkeln, meist anfänglich im inneren stärker entwickelt, während die Mitte aus zarten Rundzellen besteht. Bei älteren Blättern aber geht dieselbe durch die ganze Dicke des Blattes und erreicht sodann eine beträchtliche Ausdehnung gegen das Stammparenchym zu In der Regel bleibt die unterste Zellenlage der Trennungsschichte unverdickt und wird nach dem Blattfall zum Muttergewebe des Periderms oder es bilden bei Umwandlung sämmtlicher Rundzellen zu verdickten Zellen die Parenchymzellen der Stammrinde das Periderm. Die Entwickelung dieser verdickten Zellenzone ist keineswegs als eine nachträgliche Differenzirung anzu-

1) G. Kraus, Pringsheim's Jahrbücher Bd. V. S. 96.

sehen, sie ist nicht wie bei der Entwickelung der Trennungsschichte des dicotylen periodisch abfallenden Blattes das Produkt einer kurz vor dem Blattfall stattfindenden Zellbildung, sondern mit der allgemeinen Gewebedifferenzirung gleichen Schritt haltend, bildet sie sich in dem Maasse aus, als etwa die Fibrovasalstränge ihre typische Gestalt annehmen. Sie kann alsdann aufgefasst werden als vorläufige den primären Schutz gewährende Vernarbung, sicher jedoch ist die Anwesenheit derselben aus mechanischen Gründen nothwendig, indem durch das Zusammenstossen einer zarten und harten Zellschichte in der Grenze beider durch das Blattgewicht eine Spannung verursacht wird, wie sie etwa mit derjenigen vergleichbar ist, die dadurch entsteht, dass man ein hartes Eisenstück an ein minder hartes befestigt und das letztere über seine Tragfähigkeit belastet, wie in dem angenommenen Falle ein Bruch in der Befestigungsfläche erfolgen wird, ebenso wird das Blatt von seinem Stammorgan abgeworfen. Es wäre alsdann nicht unmöglich, dass mit der Volumenzunahme, mit der Diffenrenzirung der zur mechanischen Stütze dienenden Gewebearten (Sclerenchym) des Blattes die Entwickelung der Verdickungszone ebenso aus mechanischen Ursachen bedingt ist, und die verdickten Zellen zunächst an der Stelle der grössten Spannung, also in den Blattwinkeln zur Entwickelung gelangen.

Nachdem das Blatt abgefallen, geht alsbald der Vernarbungsprozess vor sich, da der Schutz durch die Verdickungszone nur kurze Zeit wirkt.

Das sich entwickelnde Periderm, das entweder noch aus den unverdickten Zellen der Rundzellenzone oder aus dem Rindenparenchym entsteht, schliesst sich allmälig an das Rindenperiderm das zur Zeit des Blattfalls aus 3 bis 4 Korkzellenlagen besteht.

Schacht, der den Blattfall von der Korkentwickelung abhängig erklärt, sagt in der Kontroverse zu Mohl's Arbeit[1]):

An der Stelle des Blattstiels, wo späterhin das Blatt abfällt, bildet sich ganz allmälig eine Korkschichte, welche zuletzt nur noch den Strängen nicht gehemmten Saftaustausch erlaubt und citirt dabei Dracaena reflexa.

Gerade dieses Beispiel zeigt im Allgemeinen eine Bestätigung

1) Schacht, Bot. Zeitung 1860 S. 61.

des Ablösungsprozesses der dicotylen Blätter, wie sie von Mohl gab, auch für die Monocotylen, wenn auch mit dem ihm unbekannten Entwickelungsmodus. Bei flüchtiger Untersuchung dieser Pflanze sieht es allerdings so aus, als ob das Periderm das Primäre des Prozesses wäre. Die Blattnarbe zeigt, genauer untersucht, die blosgelegte Verdickungszone oder bei älteren Narben bereits Zellüberreste der Verdickungszone und das darunter befindliche Periderm; letzteres nun kann im meristematischen Zustande leicht als die jüngste Theilung der oberen fälschlich für Kork angesehenen Verdickungsschichte gehalten werden, da in Folge der Desorganisation des Chlorophylls sowohl im Stammperiderm, wie in der Verdickungszone die rothbraune Färbung alles als Kork erscheinen lässt, in welchen Irrthum nun auch Schacht verfiel.

Die von dem Stamm in das Blatt laufenden Fibrovasalstränge bleiben bei der Bildung der Trennungszone unbetheiligt und gehen durch dieselbe unverändert hindurch.

Die zweite Gruppe der auf die Blattablösungsfähigkeit von mir untersuchten Pflanzen sind die Orchideen. Bei diesen wirkt ihr Vermögen, die Blätter abzuwerfen, überraschend, da der ganze Habitus mancher nur schwer die Möglichkeit eines Blattablösungsprozesses vermuthen lässt.

Die meisten Orchideen werfen ihre Blätter früher oder später ab. Der Prozess selbst ist häufig ein eigenthümlicher.

Die Eigenthümlichkeit ist durch die Ausbildung der Axen bedingt, indem aus der kriechenden, Wurzeln treibenden, unterirdischen Achse Sprosse zur Entwickelung gelangen, aus denen im Laufe ihrer langsamen Entwickelung die Achsen nachträglich bald zu stengelartigen Organen (Octomeria graminifolia, Pleurothallis semipellucida) bald mässig verdickten cylindrischen mit Längsrippen versehenen Organen (Maxillaria pallidiflora), an denen die Blätter bald ohne stielartigen Basaltheil (Octomeria graminifolia, Maxillaria crassifolia, callichroa, Harrisoniae, Lycaste Deppei, aromatica, Coelogyne fimbriata) oder mit einem solchen dann aber in morphologisch ungehemmter Fortsetzung sitzen (Maxillaria pallidiflora) ausbilden; oder es sind die Axen zu Scheinknollen verdickt, die bald plattgedrückt und gereift (Maxillaria crassifolia, Harrisoniae), bald eiförmige Gestalt erhalten (Coelia Baueriana und zahlreiche andere), oder es wachsen

die Blätter scheidenförmig sich deckend und alternirend aus der unterirdischen Achse am Spross empor (Cymbidium aloifolium, insigne, ensifolium und Cypripediumarten). Bei Orchideen mit Scheinknollen sind dreierlei Arten von Blättern zu unterscheiden. Meist 3 bis 6 Niederblätter, die den Spross decken, und bei weiterer Entwickelung der Pflanze mit Hiuterlassung ihrer Stränge zu Grunde gehen; dann nicht exquisit ausgesprochene Laubblätter, die meist in ihrem Wachsthum zurückbleiben, sich jedoch auch voll ausbilden können und dann die Aufgabe haben, den zu Scheinknollen oder stengelartigen Organen verdickten Achsen als Schutzorgane zu dienen. Sie gehen meist früher zu Grunde, doch nicht in der Weise der umhüllenden Niederblätter; endlich die von den Scheinknollen getragenen Blätter, deren Zahl zwischen 1 und 3 varriirt.

Es lassen sich alle von mir untersuchten Orchideen in 4 Kategorien einreihen:

1. Mangel einer Scheinknolle, eine Anzahl von Niederblättern und Laubblättern, in deren Achsen je eine Knospe ruht. (Cymbidium aloifolium, ensifolium, insigne; Cypripediumarten.)
2. Entwickelung einer Scheinknolle, Hüllblätter, basale Laubblätter, Scheinknollenblätter. Zwischen den Blättern der beiden ersteren Arten ruhen Knospen. Die Scheinknollenblätter sind ihrer Zahl nach verschieden: bald deren eines (sämmtliche Stanhopeaarten, Ornithidium, Maxillaria pallidiflora, crassifolia, Harrissoni, callichroa, Coelia Baueriana) bald deren zwei (Lycaste aromatica, cruenta, Coelogyne fimbriata, Epidendron purpureum, Gongora odoratiosima), endlich deren drei (auch Epidendrum purpureum, Lycaste Deppei, Acineta Humboldti, Zygopetalum Mackayi).
3. 3 und 4 stengelumfassende Niederblätter, die an der vollständigen stengelartigen Achse in längeren Internodien sitzen. Unter der Achsenspitze sitzt das Blatt, dessen Ansatz an die tragende Achse durch eine morphologische Marke kenntlich wird (Octomeria graminifolia, Pleurothallis semipellucida).
4. Die, den ganzen Spross tragende Achse ist zur Scheinknolle ausgebildet; sämmtliche Blätter, Niederblätter wie Laub-

blätter, werden von derselben getragen und sind durch deutliche Internodien von einander getrennt (Phailus grandiflorus, maculatus).

Die genauere Berücksichtigung der eben erörterten morphologischen Verhältnisse ist der von ihnen abhängigen Art der Ausbildnng des Trennungsapparates wegen von Wichtigkeit.

Im Allgemeinen besitzen sämmtliche Blätter mit nur wenigen Ausnahmen die Fähigkeit der Ablösung vom tragenden Organ. Die Ausnahmefälle sind: die Niederblätter, die langsam absterben und aus den parallel verlaufenden Fibrovasalsträngen stehende Ueberreste zurücklassen; ferner sterben unter den von mir untersuchten Orchideen, ohne abzufallen, ab: die Blätter der Cypripedium-Arten und trotz eines freilich mangelhaft ausgebildeten Trennungsapparates das Scheinknollenblatt der Coelia Bauriana, indem letzteres ohne Hinterlassung einer Blattnarbe bis zur Scheinknolle herab zu Grunde geht. Einen, auf verschiedene Weise ausgebildeten Trennungsapparat besitzen dagegen alle übrigen Laubblätter oben genannter Orchideenarten. Es hinterlassen sodann die Blätter auf ihren sie tragenden Organen exquisit ausgesprochene Blattnarben, deren Zahl sich selbstverständlich nach der der abfallenden Blätter richtet und so angeordnet sind, dass die äusserste hufeisenförmige Narbe die nächst jüngere, in entgegengesetzter Richtung einschliesst, diese wiederum in derselben Weise die jüngste, diese endlich die verkümmerte Stammspitze umgiebt; sämmtliche Narben fallen in Folge der sehr verkürzten Internodien fast in eine Ebene. In anderen Fällen erfahren die zwischen den Blattinsertionen liegenden Theile der Axe (Scheinknolle) eine kleine Streckung, so dass deutliche Internodien entstehen; die Blattnarben umgeben sodann die Knolle derart, dass sie durch gegen die Stammspitze immer kürzer werdende Internodien getrennt werden.

Der Trennungsapparat besteht bei allen untersuchten Orchideen aus einer Trennungszone, die auf dem zur Blastachse parallel geführten Blattquerschnitt in einem gegen den Blattobertheil oder resp. das Blatt concaven Bogen verläuft; demnach stellt sich die ganze Zone morphologisch als eine mit ihren Enden gegen den Obertheil, mit ihrer Ausbauchung gegen das tragende Organ gerichtete Cylinderhälfte dar, die bei Blättern, deren Blattbasis durch einen axilen

Mittelnerv in zwei gegen einander geneigte Blatthälften getheilt erscheint, die letzteren quer durchläuft und sich im Mittelnerv trifft (Cymbidium aloifolium, ensifolium sinense), bei stengelartigen Organen sich zu einem Ring schliesst (Maxillaria pallidiflora), bei Scheinknollen endlich in den Blattinsertionen in einem hufeisenförmigen Bogen, bei dünnen stengelartigen Achsen in einem etwas verdickten Theil der Blattbasis verläuft (Octomeria graminifolia, Pleurothallis semipellucida). Die Trennungszone besteht (siehe weiter unten) meist aus drei Schichten, deren Zellen verschieden differencirt sind:

1. der Zartschichte,
2. der Hartschichte,
3. der Netzfaserzellschichte.

Die erstere besteht aus einem zartwandigen parenchymatischen, protoplasmareichen mit deutlichen Zellkernen versehenen, farblosen, Stärke- und Oelkörperfreien, bei verschiedenen Arten verschieden grossen, dem Mesophyll gegenüber aber immer um ein Vielfaches kleineren Zellen, die, ohne Interzellularräume zu bilden, zu einer oder zwei Zelllagen vereinigt sind.

Die nächste Schicht besteht aus einer Zellenlage. Die Zellen sind je nach Art der Pflanze mehr oder weniger stark sclerotisch und führen, wenn sie voll differenzirt, weder Stärke noch Oelkörper noch Zellkerne. Die Stärke der Sclerose hängt vom Alter wie von der Pflanzenart ab und kann in dem Maasse auftreten, dass sie Bastzellen (im Querschnitt gesehen) vollständig gleich erscheinen (Maxillaria crassifolia). Die Zellwände haben feine Poren. Sie sind parenchymatische und nur beim Eintreten der Schichte in das Hypoderm unregelmässige ganz wenig prosenchymatisch zulaufende Zellen.

Die dritte Schicht ist die bereits mehrfach erwähnte Netzfaserzellschichte.

Die Trennungszone ist nicht immer aus den drei Schichten zusammengesetzt, bald fehlt die Netzzellschichte (Coelia Baueriana, Pleurothallis semipellucida, weniger markirt ist sie bei Octomeria graminifolia), bald die Hartschichte bei Pleurothallis semipellucida und anderen, bald fehlen beide. Niemals jedoch fehlt, wie dies von selbstverständlich, die Zartschichte, denn sie ist es, in der die Trennung vor sich geht; besser gesagt an der Grenze zwischen

Hart- und Zartschichte findet, wie bei den baumartigen Monocotylen (Dracaenen, Cordyline, Aletris-Arten) erörtert werden, die Trennung statt. Ob die Blattnarbe im Blatt selbst, oder in der Blattinsertion der Scheinknolle, oder in einem besonders verdickten Theil der Blattbasis liegt, immer behält das tragende Organ (Blatt, Achse, Scheinknolle) die zwei letzteren Schichten zurück.

Ein wesentlicher Ausnahmefall der aufgestellten Norm ist bei Maxillaria pallidiflora zu constatiren. Das Abweichende liegt hier in der Lage der Netzzellschichte. Es zeigt nämlich die aus der unterirdischen Achse emporgewachsene scheinknollenartig zu einem stengelartigen Organ verdickte Achse an der Grenze zwischen ihr und dem Blattstiel einen makroskopisch auffallenden, im fertigen Zustand hellgelben Ring, der sich meiner Vermuthung entgegensetzt, nicht als Trennungszone, sondern als eine farblose Netzzellschichte erwiesen hat, die also hier nicht unmittelbar wie in den übrigen Fällen an die Hartschichte, oder bei Abwesenheit derselben an die Zartschichte anschliesst, sondern durch einen sehr schmalen Ring vollständig normaler unverdickter Chlorophyllhaltiger Zellen von den eben genannten Schichten getrennt ist und unvermittelt in das Gewebe der gereiften stengelartigen Scheinknolle übergeht. Die Ausbildung dieses Netzzellringes hält gleichen Schritt mit der der Trennungszone und ist ebenfalls als eine frühzeitig angelegte Vernarbung anzusehen.

Er repräsentirt nach Abfall des Blattes die Narbe, indem die Netzzellen von der hier nicht exquisit ausgebildeten Hartschichte aus sich bis zum grünen Gewebe bräunen.

Was die Beziehung der Blattanatomie zur Trennungszone anbelangt, so ist das Verhalten der Stränge wie das des sclerenchymatischen Hypoderms zur Trennungszone zu erwähnen und mit der Entwickelung der Trennungszone in Beziehung zu bringen.

Die fertige Trennungszone durchläuft das Mesophyllgewebe, wie schon gesagt, in einem Bogen (Querschnitt der Trennungszone, Längsschnitt des Blattes). An der Bildung derselben betheiligt sich zunächst die Epidermis, indem die Zellen derselben kleiner werden und in Folge ihres Zurückbleibens im Wachsthum dem angrenzenden Mesophyll gegenüber eine mehr oder minder tiefe Furche verursachen. Die angrenzenden Sclerenchymzellen erfahren ferner eben-

falls eine auffallende Veränderung, indem sie durch die Trennungszone in zwei von einander getrennte Massen getheilt werden, in manchen Fällen mit Beibehaltung ihrer prosenchymatischen Form, in anderen Fällen jedoch wird das Lumen der Zelle derart erweitert, dass sie das Aussehen von nur sclerotischen Elementen erhalten; sie ragen wie Keile in das Zartgewebe oberseits und in die Hartschicht unterseits und sind mit den Zellen beider ohne Intercellulargänge verbunden. Die sclerenchymatischen Zellen der Strangschutzscheide werden wie die des Hypoderm, von der Trennungszone oft unter einen spitzen Winkel derart durchbrochen, dass bei differirender Ausbildung der Schutzscheide die Trennungszone des Mesophylls zum Zonenstück des Sclerenchyms morphologisch sich verschieden verhalten kann: bei vollständig den Strang umschliessender Schutzscheide (Cymbidium aloifolium, Octomeria graminifolia, Pleurothallis semipellucida, Maxillaria-Arten) stellt die Zone morphologisch einen mit seiner breiteren Basis an die Cylinderhälfte angrenzenden gestutzten Kegel, bei einer beiderseits das Cambiform und Xylem umgebenden, doch nicht geschlossenen Schutzscheide zwei von einander getrennte Längshälften eines Kegelstutzes (Coelia Baueriana Stanhopea) endlich bei einseitiger, die Cambiformgruppe in einem offenen Bogen umgebender Schutzscheide eine Kegelhälfte dar. Die Cambiformgruppe und das aus Spiralgefässen und Tracheiden bestehende Xylem wird von der Trennungszone niemals durchbrochen; beide durchlaufen ungehindert die Trennungszone und werden von der eben früher in ihrem morphologischen Verhalten charakterisirten die Schutzscheide durchbrechenden Trennungsschichte umgeben.

Bei vielen Orchideen, nebenbei bemerkt, sind die Sclerenchymfasern in ihrer Aussenfläche durch Längsreihen zahlreicher eigenthümlicher Cellulosehöckern, die je ein Körnchen von Kalkoxalat einschliessen, verdickt. Sie entsprechen den von Mettenius und Rosanoff entdeckten Deckplättchen (Stegmata[1]).

Bei Scheinknollenblättern fällt die Trennungszone entweder ganz in der Insertionsfläche oder ein wenig oberhalb derselben, die morphologischen und anatomischen Verhältnisse sind den früher genannten ähnlich. Die Zeit der Anlage und der Entwickelung der Tren-

1) De Bary, Vergl. Anatomie 1877 S. 135.

nungszone ist von dem morphologischen Charakter der Blätter in dem Sinne der vier aufgestellten Kategorien wesentlich abhängig: in allen Fällen ist es Regel, dass die Trennungszone zu einer Zeit angelegt wird, wo das Gewebe noch nicht differenzirt ist, wo das basilare Wachsthum in noch lebhafter Thätigkeit, die Zellen des Stranges und des Hypoderms noch keine Sclerose eingegangen und die Tracheiden eben erst in der Differenzirung begriffen sind.

Um entwickelungsgeschichtlich die Anlage der Trennungszone zu constatiren, war es nöthig, nicht allein die Jugendzustände der Blätter im Triebe, sondern solche ganzer Triebe zu untersuchen und man gewinnt erst dann die Einsicht, dass ohne Berücksichtigung der in jeden gegebenen Fall herrschenden Entwickelungsverhältnisse die Anlage der Trennungszone nicht verständlich wird. Sämmtliche Laubblätter unterliegen vorwiegend einem basilaren Wachsthum. Bei den der ersten Kategorie zugetheilten Pflanzen wird die Anlage der Trennungszone im Verhältniss zur Pflanzenentwickelung bald klar.

Die direkt ohne Internodien und Achsenverdickung von der kriechenden Achse getragenen fertigen Pflanzentriebe zeigen auf dem Basaltheil ihrer Blätter ein oft bis 5 Centimeter breites noch undifferenzirtes meristematisches Gewebe, während ein wenig höher das Blatt vollständig differenzirt und gegen die Blattspitze das Wachsthum bereits beendet ist. Alle Blätter (nicht Niederblätter) zeigen je nach ihrem Alter die Trennungszone entweder schon im vollständig ergrünten oder noch im farblosen meristematischen Theil des Blattes. Dagegen findet man im innersten, also jüngsten Blatt des Triebes, das an Grösse alle übrigen überholen kann, die Trennungszone noch gar nicht angelegt. Die Erklärung dieser Eigenthümlichkeit liegt darin, dass von der Achseninsertion aus alle Theile des Blattes emporgehoben werden, der emporgehobene Theil sich zu seiner vollen Differenzirung ausbildet, ohne dass die nachschiebende Thätigkeit des Wachsthums aufhört; dass in dem noch meristematischen Basaltheil des Blattes die Trennungszone durch Radialtheilungen und senkrechte Wände zur Anlage kommt, von den nachschiebenden wachsenden Theilen emporgehoben wird und, während alle Zellen der weiteren Differenzirung unterliegen, die Zellen der Zone von derselben ausgeschlossen bleiben und so erklärlich wird, dass die Zone bei älteren Blättern in den ergrünten Theil zu liegen

kommt. Wenn das Längenwachsthum bald erlischt, wie es bei den äussersten von den Niederblättern eingehüllten Blättern der Fall, die Blätter also verhältnissmässig kurz verbleiben, tritt dann der eigenthümliche Fall ein, dass die Trennungszone bis in die äusserste Spitze emporgerückt, zu liegen kommt.

Dasselbe gilt von allen Blättern aller genannten Kategorien, sofern sie nicht von der Scheinknolle oder scheinknollenartigen Achse getragen werden.

Andere Verhältnisse liegen bei den Scheinknollen bildenden in die zweite Kategorie eingereihten Orchideen vor. Hier sind im jugendlichen Zustand die Pflanzen meist gerade so angelegt, wie die der ersten Kategorie angehörenden; das mittelste Blatt jedoch oder die mittlere Blattgruppe verdickt sich in ihren Achseninsertionen, die fast in einer Ebene liegen, zu einer mehr oder weniger dicken Scheinknolle oder cylindrisch geformten Achse. Diese Verdickung findet erst statt, wenn das Blatt in seinem meristematischen Zustand die Trennungszone angelegt hat; hier also bleibt die in der Insertionsfläche angelegte Trennungszone in der ersteren oder nur ein wenig oberhalb derselben; demnach ist hier kein so energisches basilares Wachsthum vorhanden, dagegen verdickt sich nachträglich der unter der Zone befindliche Theil in der besprochenen Weise. Die denselben umgebenden Blätter bilden jedoch, ganz genau der ersten Kategorie entsprechend, die Trennungszone im meristematischen Basaltheile. Der dritten Kategorie gemäss werden dagegen die die Blätter tragenden Basaltheile in ihrer Gesammtheit nachträglich verdickt, nachdem die Trennungszone genau wie in der zweiten Kategorie angelegt wurde; die Verdickung der Achse findet unter Bildung von deutlichen Internodien statt.

Der vierten Kategorie gemäss ist endlich die ganze Achse ein stengelartiges Organ, dessen zwischen den Blattinsertionen liegende Theile sich zu langen Internodien entwickeln; die Achse umhüllen Niederblätter, die unter Zurücklassen ihrer Stränge zu Grunde gehen. Nachträglich verdickt sich das die Trennungszone tragende Gewebe des einzigen Laubblattes zu einem knieförmigen Höcker, der zugleich die morphologische Grenze zwischen Blatt und Stengel darstellt.

Bei den Aroideen (Anthurium variabile, Scindapsus glaucus, Philodendron) besteht der Spross aus einer von mehreren Nieder-

blättern eingeschlossene Achse, die sich zu die Niederblätter tragenden Internodien ausbildet; sie trägt immer nur ein einziges Laubblatt, in dessen Insertion die Trennungszone im Laufe der allgemeinen Gewebedifferenzirung ebenso wie bei den Orchideen zur Entwickelung gelangt, nur dass hier nicht das Blatt selbst, sondern ein exquisit ausgebildeter Blattstiel in seiner Insertion ein wenig verdeckt wird. Die Zellen der Zone sind in senkrechter Richtung gegen die Achse etwas platt und führen Crystalldrusen. Die in bedeutender Länge sich erstreckenden sclerenchymatischen dickwandigen Fasern (Trichoblasten) durchziehen das Gewebe der Niederblätter wie Laubblätter. Die Niederblätter führen keine Trennungszone, sterben jedoch mit Hinterlassen einer Peridermnarbe ab. Die Laubblätter hinterlassen ebenfalls glatte Narben, die aus einem dicken Periderm bestehen.

Zu erwähnen wäre noch, dass die Fibrovasalstränge an der Bildung der Blattnarben, mögen sie aus Periderm (baumartige Monocotylen, Aroideen) oder aus Netzfaserzellen bestehen (Orchideen) keinen Antheil haben.

Die Trennung geschieht in allen Fällen durch Auseinanderweichen der Hartzellen oder Zartzellen, oder der Zartzellen unter einander; niemals ist etwas von einem Gewebeschwund zu beobachten und es wird somit die mechanische Ursache der Trennung im örtlich gesteigerten Flächenwachsthum der beiden je einer Zelle angehörigen Lamellen der Scheidewände zweier Zellen zu suchen sein.[1])

Meine Untersuchungen ergeben demnach als Resultat, dass der Blattfall bei den baumartigen Monocotylen, Orchideen und Aroideen ebenfalls wie bei den das Laub periodisch abwerfenden dicotylen Gewächsen Folge von anatomischen Veränderungen ist, dass aber diese Veränderungen nicht wie bei den das Laub periodisch abwerfenden Dicotylen, das Produkt einer kurz vor dem Blattfall stattfindenden Lebensthätigkeit sind, sondern ähnlich dem Aufspringen trockner Pericarpien mit der allgemeinen Gewebedifferenzirung gleichen Schritt halten, dass endlich die Ausbildung des Trennungsapparates von morphologischen und anatomischen Verhältnissen abhängig ist.

1) Hofmeister, Pflanzenzelle S. 265.

Einige thatsächliche und theoretische Bemerkungen zu F. Hildebrand's vergleichenden Untersuchungen über die Saftdrüsen der Cruciferen.

Von

Hermann Müller.

Seit der Veröffentlichung meines von Hildebrand mehrfach citirten Werkes über Befruchtung der Blumen durch Insekten (Leipzig, W. Engelmann 1873) habe ich einerseits die dort niedergelegten Beobachtungen zu vervollständigen gesucht, andererseits die Untersuchung der Alpenblumen in ziemlich umfassender Weise in Angriff genommen. So kommt es, dass mehrere Cruciferen, die Hildebrand in seinen vergleichenden Untersuchungen in Bezug auf ihre Saftdrüsen zum ersten Male beleuchtet, auch Gegenstand meiner Untersuchungen gewesen sind. Die Ergebnisse meiner Untersuchungen weichen aber von denen Hildebrand's in so auffallender Weise ab, dass es mir, im Interesse der wissenschaftlichen Verwerthung unserer beiderseitigen Beobachtungen, geboten erscheint, unsere Differenzen ausdrücklich hervorzuheben.

Für die Erklärung dieser Differenzen ist es vielleicht nicht unwesentlich, dass meine Beobachtungen, mit Ausnahme von Cheiranthus Cheiri, sämmtlich an Exemplaren angestellt worden sind, die an ihren natürlichen Standorten wuchsen, während Hildebrand, wie sich aus der Heimat der von ihm untersuchten Arten vermuthen lässt, wohl hauptsächlich Gartenpflanzen zur Untersuchung benutzt hat. Ich könnte zahlreiche Beweise beibringen, dass sich unter dem

Einflusse der Cultur die Bestäubungseinrichtungen nicht selten sehr erheblich ändern, will mich jedoch hier, der Kürze halber, auf Mittheilung zweier Beispiele beschränken: Pulmonaria azurea ist auf den Alpen stets ausgeprägt heterostyl, während sie Hildebrand[1]), jedenfalls nach Gartenexemplaren, als homostyl angiebt. Polemonium coeruleum trat in meinem Garten gynomonoecisch auf, während ich sie auf den Alpen immer nur mit proterandrischen Zwitterblüthen fand.

Auch an verschiedenen natürlichen Standorten zeigt eine und dieselbe Blumenart nicht selten auffallend verschiedene Bestäubungseinrichtungen, wofür ebenfalls hier zwei Belege: Saxifraga tridactylites wird von Sprengel[2]) als ausgeprägt proterandrisch beschrieben; in Westfalen tritt sie (auf dem Stadtwalle zu Soest) proterogyn auf, mit bei ausbleibendem Insektenbesuche regelmässig erfolgender spontaner Selbstbefruchtung. Anchusa officinalis fand Warming[3]) heterostyl mit Zwischenstufen; in Thüringen und Graubünden habe ich sie immer nur in der von mir abgebildeten Form[4]) gefunden. Es scheint mir deshalb bei Mittheilungen über Bestäubungseinrichtungen durchaus nöthig, ausdrücklich anzugeben, woher die untersuchten Exemplare entnommen wurden.

Ich lasse nun die Aufzählung unserer thatsächlichen Differenzen in der durch Hildebrand's vergleichende Untersuchungen gegebenen Ordnung folgen:

Arabis Thaliana L. wird von Hildebrand als der Saftdrüsen völlig entbehrend und immer nur die 4 längeren Staubgefässe besitzend dargestellt. Dagegen waren die zahlreichen Blüthen, welche ich von bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren dieser Art untersucht und zum Theil gezeichnet habe, sämmtlich in gleicher Weise mit Nektarien ausgestattet, in Bezug auf die Zahl der Staubgefässe aber verhielten sie sich sehr verschieden. In der Regel waren alle 6 Staubgefässe vorhanden, die 4 längeren mit der pollenbedeckten Seite ihrer Staubbeutel nach innen gekehrt, die gleichzeitig entwickelten Narben dicht umschliessend und reichlich mit Pollen be-

1) Geschlechtervertheilung S. 37.
2) Entdecktes Geheimniss S. 244—246.
3) Botanisk Tidsskrift Kjöbenhavn 1877, 3. Reihe, Bd. 2.
4) H. Müller, Befruchtung etc. S. 269.

legend, die beiden kürzeren die Narbe nicht erreichend, ebenfalls ihre pollenbedeckte Seite nach innen kehrend. Während aber die 4 längeren Staubgefässe an Zahl und Stellung ziemlich constant waren, schwankten die kürzeren in beiderlei Hinsicht bedeutend. Ihre Länge betrug in manchen Blüthen $^4/_5$, in anderen $^3/_4$, in noch anderen sank sie bis zu $^1/_2$, ja selbst bis zu $^1/_3$ der längeren hinab, und in zahlreichen Blüthen fehlten sie gänzlich. Bei Lippstadt ist aber dieser von Hildebrand allein beobachtete Fall, in welchem nur die 4 längeren Staubgefässe übrig geblieben sind, entschieden der seltenere und das Vorkommen aller 6 Staubgefässe die Regel. Unter den von mir gezeichneten Blüthen befindet sich auch eine, von deren beiden kürzeren Staubgefässen das eine verschwunden, das andere, $^4/_5$ so lang als die längeren, erhalten geblieben ist, eine andere, welche 3 Kelchblätter, 3 damit alternirende Blumenblätter, die 4 längeren Staubgefässe und den Stempel, alle diese Theile in normaler Entwickelung, besitzt. Nektarien sind bei allen von mir untersuchten Blüthen ohne Ausnahme 6 vorhanden, nämlich an der Aussenseite der Wurzel jedes der 6 Staubfäden eines, und zwar in Form eines grünen, fleischigen Knötchens. Die der 4 längeren Staubfäden secerniren aber nicht mehr, sondern existiren blos noch als sehr kleine rudimentäre Organe; die der beiden kürzeren sind vielmal grösser und sondern eine wasserklare süsse Flüssigkeit ab, die sich in einer kleinen Aussackung des darunter stehenden Kelchblattes sammelt; sie sind ganz ebenso stark entwickelt, wenn die kürzeren Staubgefässe fehlen, als wenn sie in grösserer oder geringerer Länge vorhanden sind.

In Folge ihrer Unansehnlichkeit werden die Blüthen der Arabis Thaliana allerdings nur sehr spärlich von Insekten besucht, so dass spontane Selbstbefruchtung die überwiegende Fortpflanzungsart sein mag. Wer sich indess die Mühe nimmt, die Blüthen bei sonnigem Wetter andauernd zu überwachen, wird sich wohl überall überzeugen können, dass ebensowenig diese wie irgend welche andere insektenblüthige Pflanze des Insektenbesuches völlig entbehrt. Mir wenigstens ist es bei Lippstadt, nur in den Monaten Mai und Juni 1873, gelungen, folgende Insekten als Besucher der Arabis Thaliana zu constatiren:

A. Käfer: 1) Ceutorhynchus (spec.?), nur einmal; 2) Anaspis rufilabris; 3) Meligethes (spec.?), die beiden letzteren wiederholt.

B. Fliegen: 4) Empis livida, saugend; 5) Rhingia rostrata, saugend; 6) Ascia podagrica, Pollen fressend.

C. Bienen: 7) die Honigbiene, Apis mellifica, saugend — aber nur einige Blüthen probeweise.

Cheiranthus Cheiri wird von Hildebrand so beschrieben, dass man ihn für eine Falterblume halten sollte. Thatsächlich aber wird er, wenigstens in meinem Garten, hauptsächlich von Bienen (Apis mellifica, Anthophora pilipes), welche seinem Honige nachgehen, besucht und gekreuzt.

Das Bestäubungsverhältniss von Draba verna habe ich nicht, wie Hildebrand angiebt, nach Sprengel, sondern nach eigener Beobachtung erörtert; nach Sprengel schon deshalb nicht, weil dieser sich nur über die Lage der 4 Saftdrüsen, nicht aber über das Bestäubungsverhältniss ausspricht.

Draba aizoides fand ich auf den Alpen ebenfalls proterogyn, doch nicht mit schon aus den Knospen ein Stück hervorragenden Narben. Auch ist die Selbstbestäubung bei den Alpenexemplaren keineswegs vermieden; vielmehr bleiben bei rauhem Wetter die Blüthen halb geschlossen, und aus den 4 längeren Staubgefässen gelangt nun von selbst Pollen auf die noch functionsfähigen Narben. Als Nektarien habe ich nur 2 die Basis der beiden kürzeren Staubfäden aussen und an den Seiten umwallende fleischige Wülste bemerkt, die 4 in den 4 Winkeln zwischen je einem kürzeren und längeren Staubfaden sitzen bleibende Honigtröpfchen absondern. Ausser Draba aizoides, der einzigen Hildebrand bekannt gewordenen proterogynen Crucifere, fand ich auf den Alpen auch Arabis bellidifolia und Hutchinsia alpina proterogyn.

Barbarea vulgaris hat nach Hildebrand nur 2 secernirende Nektarien, nämlich je eines an der Innenseite der Basis jedes kürzeren Staubfadens, dessen Honigsaft in die schwache Aussackung des darunter liegenden Kelchblattes gelangt; ausserdem 2 an der Basis der längeren Filamentpaare liegende (nicht secernirende?), „die sich auf Kosten ihres Aussonderungsvermögens vergrössert zu haben scheinen“. An den bei Lippstadt wild wachsenden Exemplaren da-

gegen hat jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis **jederseits** eine kleine grüne fleischige Honigdrüse, ausserdem ebenfalls 2 etwas grössere aussen an der Basis der längeren Filamentpaare und auf jeder der 6 Honigdrüsen sieht man bei sonnigem Wetter ein farbloses Tröpfchen. Also Differenz in der Zahl und Lage der Nektarien, in der Zahl und Lage der Honigtröpfchen!

Mehr als 6 Saftdrüsen fand Hildebrand bei keiner der von ihm untersuchten Cruciferen. Als mit 8 Saftdrüsen versehen führt er, nach **Caspary**, Lobularia maritima an. Uebergänge von 6 zu 8 Saftdrüsen sind ihm nicht bekannt geworden. Ich glaube einen solchen Uebergang auf den Alpen an **Arabis bellidifolia** gefunden zu haben. An der Aussenseite der Basis jedes der 4 längeren Staubfäden sitzt hier ein kleines, nicht secernirendes grünes Knötchen; ausserdem ist jeder der beiden kürzeren Staubfäden an seiner Basis aussen von einem grünen fleischigen Wulste umwallt, der rechts und links je einen Tropfen Honig hervortreten lässt. Man darf vielleicht in der physiologischen Trennung der beiden Hälften desselben Nektariums den Anfang zu ihrer morphologischen Trennung vermuthen.

Diesen thatsächlichen habe ich noch einige theoretische Bemerkungen hinzuzufügen, da auch meine Auffassung der Bedeutung der beobachteten Thatsachen von derjenigen Hildebrand's in mehreren Punkten durchgreifend verschieden ist. Unsere theoretischen Differenzpunkte sind:

1. die Bedeutung der Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche,
2. die phylogenetische Bedeutung der Hildebrand'schen vergleichenden Untersuchungen,
3. die Bedeutung der bei so zahlreichen Cruciferen beobachteten nicht secernirenden Saftdrüsen.

1. Die Bedeutung der Kreuzung und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche.

Hildebrand's Auffassung dieser Bedeutung spricht sich unzweideutig darin aus, dass er in der Familie der Cruciferen die verschiedensten Uebergänge von unvermeidlicher und **alleiniger Sichselbstbestäubung** zu stark begünstigter Fremdbestäubung erblickt

(S. 3 des Separatabdrucks), dass er, wie seine Bemerkungen in Bezug auf Arabis Thaliana, Neslia paniculata (S. 4), Alliaria officinalis (S. 15) u. a. beweisen, bei Blumen, welche sich regelmässig selbst bestäuben, Anlockung von Insekten und Kreuzung durch dieselben für vollständig überflüssig hält, dass es ihn daher überrascht, wenn bei sich selbst bestäubenden Arten stark ausgebildete Saftdrüsen vorkommen, wenn neben der Sichselbstbestäubung Insekten zur Fremdbestäubung angelockt werden (S. 28). Es geht daraus klar hervor, dass Hildebrand spontane Selbstbefruchtung nicht blos als Nothbehelf statt ausbleibender Kreuzung, sondern als der Kreuzung gleichwerthig betrachtet. Einer solchen Auffassung widersprechen aber ebensowohl alle bis jetzt bekannten Erscheinungen der Blumenwelt, als die über die Wirkungen der Kreuzung und Selbstbefruchtung bis jetzt angestellten Versuche, namentlich auch jene umfassendsten Versuche, welche Charles Darwin 11 Jahre hindurch mit meisterhafter Umsicht und Ausdauer durchgeführt und in seinem Werke „Cross and Selffertilisation" niedergelegt hat.

Die Blumenwelt nämlich bietet uns, vom Gesichtspunkte der Kreuzung und Selbstbefruchtung aus betrachtet, nur zweierlei Anpassungen dar: 1) an ausschliessliche Kreuzung — bei Blumen, die stets reichlichen Insektenbesuch an sich locken; 2) an Kreuzung bei eintretendem, spontane Selbstbefruchtung bei ausbleibendem Insektenbesuche — bei Blumen, deren Insektenbesuch unsicher ist, und zwar mit den verschiedensten Abstufungen relativer Begünstigung der einen oder anderen Fortpflanzungsart, je nach dem Grade der Wahrscheinlichkeit eintretenden Insektenbesuchs. Dagegen kennen wir keine einzige Blume, keine einzige Pflanze überhaupt, die ausschliesslicher Selbstbefruchtung angepasst wäre. Wohl sind sehr unscheinbare oder in besonders ungünstige Verhältnisse verschlagene Insektenblüthler wieder zu Windblüthlern geworden, wie die Artemisiaceen, wie auf Kerguelensland die Crucifere Pringlea antiscorbutica, oder haben sich viele Generationen hindurch nur durch spontane Selbstbefruchtung forterhalten, wie die in unser Klima versetzte Salvia cleistogama. Aber kein einziger Fall ist uns bekannt, in dem eine Pflanze auf die Möglichkeit der Kreuzung absolut verzichtet hätte und überhaupt nur cleistogame Blüthen hervorbrächte. Wäre dagegen Hildebrand's Auffassung richtig, so wäre allen den zahllosen

Blumen, die sich bei ausbleibendem Insektenbesuche selbst befruchten — sie bilden in unserer Zone des veränderlichen Niederschlags und des unsicheren Wetters wahrscheinlich die Majorität — die Entwickelung einer grossen gefärbten Corolla, die Honigabsonderung, das mit so viel Wärme- und Kraftverlust und Gefahren verknüpfte Offenblühen ein unbegreiflicher Luxus, den Naturauslese längst beseitigt haben müsste.

Was aber Darwin's angedeutete Versuche betrifft, so liefern sie, wie ich an anderen Stellen (z. B. Kosmos, Bd. I. S. 57—67) nachgewiesen zu haben glaube, die thatsächliche Begründung für die beiden mit allen Erscheinungen der Blumenwelt in vollem Einklang stehenden und die Erklärung derselben enthaltenden Sätze: So oft aus Selbstbefruchtung hervorgegangene Nachkommen mit aus Kreuzung hervorgegangenen im Wettkampfe um die Daseinsbedingungen gerathen, werden die ersteren von den letzteren überwunden. Tritt dagegen dieser Wettkampf nicht ein, so vermag in vielen Fällen auch Selbstbefruchtung eine unbekannte Zahl von Generationen hindurch der Fortpflanzung zu genügen.

2. Die phylogenetische Bedeutung der Hildebrand'schen vergleichenden Untersuchungen.

Hildebrand lässt die von ihm untersuchten Cruciferen nach der Zahl und Stellung ihrer Saftdrüsen geordnet auf einander folgen und nennt die sich so ergebende Reihe eine „Entwickelungsreihe"; ich kann in derselben blos eine dankenswerthe übersichtliche Anordnung der uns in verwirrender Mannigfaltigkeit vorliegenden Cruciferen-Nektarien, keine Entwickelungsreihe erblicken. In einer Entwickelungsreihe muss jedes folgende Glied aus dem vorhergehenden hervorgegangen sein, oder wenigstens einer Entwickelungsstufe angehören, die derjenigen des vorhergehenden Gliedes gefolgt ist. Dass dieser Anforderung die von Hildebrand aufgestellte Reihe eben so wenig genügt, wie z. B. die Reihe der 10 ersten Pflanzenklassen Linné's, beweist schon völlig hinreichend ihr erstes Glied, Arabis Thaliana. Hildebrand hat bei dieser Pflanze keine Nektarien gefunden und stellt sie deshalb an den Anfang seiner Reihe. Wenn sie aber auch wirklich nektarienlos vorkommt, so kann sie, nach

den von mir mitgetheilten Beobachtungen, nur durch Verkümmerung von 6 Saftdrüsen nektarienlos geworden sein. In einer Entwickelungsreihe müsste also die nektarienlose Form von Arabis Thaliana hinter die mit 6 Nektarien ausgerüstete Form gestellt werden. Nichts berechtigt uns aber überhaupt zu der Annahme, dass sich die Cruciferen nach der Entwickelung ihrer Nektarien in eine einfache Reihe ordnen lassen und dass sie von 0 zu 2, zu 4, zu 6, zu 8 Nektarien fortgeschritten sind.

3. Die Bedeutung der bei zahlreichen Cruciferen beobachteten winzig kleinen nicht secernirenden Saftdrüsen.

Auf diese allein kann sich wohl nur Hildebrand's Bemerkung auf S. 8 beziehen: „es treten uns hier Erscheinungen entgegen, die ebenso gut für abortirte, wie für anfangende Saftdrüsenbildungen angesehen werden können“. Ich kann auch in dieser Beziehung Hildebrand's Auffassung nicht beistimmen, sondern ungewöhnlich kleine nicht fungirende Nektarien (nicht blos bei den Cruciferen, sondern ganz allgemein) immer nur als abortirte, niemals als anfangende Saftdrüsenbildungen betrachten. Denn wo auch immer in einem Kreise nächstverwandter Pflanzenformen die ersten Uebergänge zur Honigabsonderung und Nektarienbildung uns erhalten geblieben sind, sehen wir ausnahmslos die physiologische Neuerung der morphologischen vorausgehen. Es beginnt die Saftausscheidung aus dem Gewebe irgend eines Theils der schon vorhandenen Organe, sei es Blüthenboden, seien es Kelchblätter, Blumenblätter, Staubgefässe oder Stempel; erst mit der stufenweisen Steigerung der Funktion hebt sich die secernirende Gewebepartie allmälig stärker hervor, bis sie in vielen Fällen endlich als besonderes Organ unterschieden werden kann. In der Familie der Scrophulariaceen z. B. sind gewisse Verbascumarten noch ganz ohne Saftabsonderung, bei Tozzia alpina, Digitalis lutea und purpurea, Antirrhinum majus u. a. secernirt der etwas angeschwollene unterste Theil der Aussenwand des Fruchtknotens Honigsaft; bei Digitalis grandiflora, Linaria vulgaris, alpina u. a. ist derselbe honigabsondernde unterste Theil der Aussenwand des Fruchtknotens schon stärker angeschwollen und erscheint daher schon mehr als ein besonderes Organ, das sich bei den genannten

Linariaarten besonders nach vorn deutlicher abhebt. An derselben Stelle, aber oft noch viel weiter ausgebildet, sitzt bei den mir bekannten Rhinanthus- und Pedicularisarten das Nektarium stets als ein besonderes Organ. Ranunculaceen, Rosaceen, Gentianeen bieten nicht minder lehrreiche Beispiele des Uebergangs von honiglosem Zustande zu Honigausscheidung und Nektarienausbildung dar, die sich jeder mit der einheimischen Flora hinreichend Vertraute leicht selbst zurecht legen kann. In der Familie der Cruciferen dagegen besitzen, so viel wir wissen, alle Arten ohne Ausnahme Nektarien, die bereits als besondere Organe ausgebildet sind, so dass wir aus ihr irgend welchen Aufschluss über die ersten Anfänge der Honigabsonderung und Nektarienbildung sicherlich nicht schöpfen können. So wenig wir aber irgend wo im gesammten Thier- und Pflanzenreiche ein Organ kennen, von dem sich annehmen liesse, dass es sich zunächst als kleines funktionsloses Organ ausgebildet und erst später, bis zu einer gewissen Grösse herangewachsen, zu funktioniren begonnen hätte; so wenig können wir in den kleinen nicht secernirenden Nektarien der Cruciferen anfangende Saftdrüsenbildungen erblicken.

Unseren hiermit klar gelegten thatsächlichen und theoretischen Differenzen gegenüber ist es mir eine um so lebhaftere Genugthuung, ausdrücklich dankbar anzuerkennen, dass in Bezug auf einen sehr wesentlichen Punkt in der Auffassung der Cruciferen eine irrige Auffassung meinerseits von Hildebrand berichtigt worden ist. Mit Eichler's Arbeit über den Blüthenbau der Fumariaceen, Cruciferen etc. unbekannt, habe ich in meinem Werke über die Befruchtung der Blumen durch Insekten die Cruciferenblüthe so dargestellt, als wenn sie aus alternirenden 4gliedrigen Blattkreisen bestände, von denen der äussere Staubgefässkreis zur Hälfte ausgefallen wäre und freue mich deshalb, diesen Irrthum nun durch Hildebrand berichtigt zu sehen.

Ueber offene Communicationen zwischen den Zellen des Endosperms einiger Samen.

Von

Dr. Eduard Tangl,

Prof. in Czernowitz.

Hierzu Tafel IV, V, VI.

Im Verlaufe von Untersuchungen über das Verhalten der Cellulosemembranen gegen organische, in dieser durch mineralische Zusatzmittel fixirbaren Farbstoffe[1]), machte ich einige vornehmlich den feineren Bau der Zellhäute des Endosperms von Strychnos nux vomica betreffende, nicht uninteressante Beobachtungen, welche ich im Folgenden darlegen will, um zu einlässlicheren Untersuchungen über diesen Gegenstand anzuregen.

1) Ich operirte hauptsächlich mit einer conc. Auflösung von Carmin in gewöhnlichem Alaun. Diese ausgezeichnete Tinktionsflüssigkeit für Cellulosemembranen erhält man folgendermassen: es wird Alaun in Wasser bis zur Sättigung aufgelöst; man versetzt nun die Lösung mit einer beliebigen Menge Carmin kocht ca. 10 Minuten und filtrirt nach dem Erkalten. Diese Farbstofflösung färbt die meisten Cellulosemembranen in ca. 5—10 Minuten intensiv roth. Verkorkte, cutisirte und verholzte Membranen bleiben ungefärbt. Die Tinktion hält sich sehr gut in Glycerin und es gestattet daher die Anwendung derselben die Herstellung sehr instruktiver Präparate, zumal solcher über den Bau der Gefässbündel. Die Protoplasmakörper und Zellkerne nehmen den Farbstoff aus der Tinktionsflüssigkeit sehr copiös auf. Es ist daher, um reine Präparate zu erhalten, sehr zu empfehlen, die Pflanzentheile, denen die zu tingirenden Schnitte entnommen werden sollen, vorher in absol. Alkohol zu härten, wodurch nicht nur die Imbition der Farbstofflösung beschleunigt, sondern auch noch der weitere Vortheil erreicht wird, dass die tinktionsfähigen Inhaltskörper im Zelllumen unverändert zurückbleiben

Eine wässerige Solution von Alauncarmin (1—5 pCt. gewöhnlicher oder Ammoniakalaun mit $1/2$—1 pCt. Carmin) hat bereits Grenacher als Kernfärbemittel empfohlen. Vgl. Archiv für mikrosk. Anatomie 1879 S. 465 und Zeitschrift für Mikroskopie, 2. Jahrg. Berlin 1879, S. 55.

Das Endosperm von Strychnos nux vomica wird nach aussen von einer Schicht verlängerter Zellen begrenzt, deren Seitenwände auf die Oberfläche des Gewebes senkrecht gerichtet sind. Nach längerer Quellung in Wasser bemerkt man in diesen Zellen eine schwach lichtbrechende Schale[1]), welche das Lumen derselben als dünner Saum umgiebt. Die zwischen diesen Zellen vorhandene stark lichtbrechende Zwischensubstanz geht ohne Unterbrechung in die äussere Verdickungsmasse derselben über (Taf. IV Fig. 1). — Das Hinabrücken der parallel mit der Oberfläche des Endosperms geführten Schnitte führt allmälig in die grosszellige Region dieses Gewebes. Hier treten die besonderen Schichtcomplexe jeder Zelle, ebenfalls innerhalb einer, je zwei benachbarten Zellen gemeinsamen, optisch undifferenzirten, dichten Zwischensubstanz auf. Auf Schnitten, die parallel der Oberfläche des Endosperms, dicht unter der äussersten Zellschicht geführt sind, zeigen die Zellen den in Taf. IV. Fig. 2 abgebildeten Bau. Es tritt bereits hier, nach innen von der mittleren geschichteten Schale der Zellhaut, eine stark lichtbrechende Begrenzung des Lumens auf. Die nun folgenden Zelllagen schliessen sich in Bezug auf den Bau der Membranen, ganz an diejenigen an, welche sich unter der epidermisähnlichen äussersten Zellschicht befinden. Da ihre Membranen eine relativ nur geringe Quellungsfähigkeit besitzen, so wird der bereits beschriebene Bau auch durch sehr lang fortgesetzte Wasserwirkung nicht weiter verändert. Dies ist aber bei den weiter nach innen gelegenen Zellen, aus denen die grössere Masse des Endosperms besteht, nicht der Fall, da die Quellungsfähigkeit der Membranen im direkten Verhältniss mit der Entfernung von der Oberfläche des Endosperms zunimmt und in der innersten Region desselben das Maximum erreicht.

In diluirtem Alkohol untersucht, zeigen die bei direkter Wasserbehandlung sehr stark aufquellenden Membranen, der von der Oberfläche entfernteren Zellen des Endosperms, den in Fig. 6, 8 dargestellten Bau — Man erkennt auf den ersten Blick, dass hier der

---

1) Ich gebrauche diesen von Sachs vorgeschlagenen Ausdruck, hier und im Folgenden, zur Bezeichnung distinkter, mit einander zusammenhängender Complexe von abwechselnd dichten und weichen Zellhautschichten. Vergl. Lehrbuch der Botanik 4. Aufl p 34.

bereits beschriebene Typus des Baues festgehalten wird, nur tritt hier die innere dichte Begrenzung des Lumens, als ein etwas breiterer heller Ring auf, der, so lange die Zellhaut nur wenig Imbitionswasser enthält, gegen die mittlere Schale hin, nicht scharf abgesetzt ist.

Befördert man das Aufquellen durch weitere Wasserzufuhr, so zeigen die Zellen den Fig. 4, 5 auf Taf. IV. entsprechende Bilder, die sich daraus ergeben, dass die aufquellende innere Schale in abwechselnd dichte und weiche Schichten zerfällt.

Unterwirft man sehr dünne Schnitte aus der inneren, quellungsfähigeren Zone des Endosperms der unmittelbaren Einwirkung des Wassers, so wird das Lumen der durch den Schnitt geöffneten Zellen, durch die aufquellende innere Schale der Zellhaut nach und nach in sehr auffälligem Grade verengert. Hierbei werden die Schichten der inneren Schale, weil dieselben in tangentialer Richtung stärker als in radialer aufquellen, eingefaltet und oft sehr stark verbogen. (Taf. IV Fig. 3.)

Die Veränderungen, welche die Membran geschlossener Zellen beim Aufquellen in Wasser erfährt, schliessen damit ab, dass aus der inneren Schale derselben ein Complex von Schichten hervorgeht, wobei die Grösse des Lumens von einem gewissen Zeitpunkte an unveränderlich bleibt.

In vorgerückteren Quellungsstadien der Membranen durch den Schnitt geöffneter Zellen, sind die ursprünglich so deutlichen Verhältnisse der Schalendifferenzirung oft völlig verwischt, indem die Schichten beider Schalen ohne deutlich wahrnehmbare Grenze in einander übergehen. Von den Verhältnissen beim Beginn der Quellung weichen die Membranen geschlossener Zellen im Zustande der Sättigung mit Imbitionswasser nur insofern ab, als beide Schalen derselben in zahlreiche Schichten zerfallen, die aber stets zwei gesonderten, durch eine sehr scharf hervortretende Grenzlinie getrennten Complexen angehören (Taf. IV Fig. 4).

Glycerin verzögert, wenn dieses in etwas dickeren Zustand als Untersuchungsmedium angewendet wird, in sehr auffälligem Grade den Verlauf der Quellung der Membranen dieser Zellen.

Die im Vorangehenden als Zwischensubstanz bezeichnete Schicht der Membranen entspricht nicht in ihrer ganzen Dicke der sogenannten

Mittellamelle im Gewebeverbande auftretender Zellen. Man erhält die letztere als höchst feines, in den Knotenpunkten verdicktes Netzwerk, erst dann zur Ansicht, wenn dünne Schnitte mit Schwefelsäure behandelt werden. Es besteht also diese optisch nicht differenzirte Zwischensubstanz aus der eigentlichen Mittellamelle, der beiderseits noch besondere, aus den äussersten Schichtcomplexen benachbarter Zellen bestehende Schalen anliegen. — Der Kürze des Ausdrucks wegen will ich für diese nur scheinbar homogene Zone im Folgenden die bereits gebrauchte Bezeichnung beibehalten.

Durch Anwendung gebräuchlicher Reagentien gelingt es ohne Schwierigkeit, in den Membranen die Cellulosereaktionen hervorzurufen[1]).

Das trockene, sehr fettreiche Protoplasma der Endospermzellen erscheint, in Oel untersucht, als ein stark lichtbrechender, structurloser Körper. Dasselbe ist der Fall, wenn trockene Schnitte in stark entwässertem Alkohol untersucht werden.

In Glycerin und diluirtem Alkohol zerfällt das Protoplasma in eine Grundsubstanz und dieser eingebettete, aus homogener Masse bestehende, anfänglich polyedrische, sich jedoch schnell abrundende Aleuronkörner (Taf. IV Fig. 7).

Auf seiner Oberfläche zeigt das erst durch Wasserimbition in den differenzirten Zustand übergehende Protoplasma eine hyaline, peripherische Grenzschicht, die den ganzen Inhaltskörper sackartig einhüllt (Taf. IV Fig. 7 bei h).

Durch die besagten wasserhaltigen Untersuchungsmedien wird die innere Masse des Protoplasmas in durch den Schnitt geöffneten Zellen rasch desorganisirt. Liegen die Präparate längere Zeit in Glycerin, so wird aus den geöffneten Zellen das Desorganisationsprodukt zum grössten Theile durch Auflösung fortgeschafft, und man

1) Gegen Alauncarmin verhalten sich jedoch diese Membranen ganz indifferent, indem sie den Farbstoff aus der Tinktionsflüssigkeit wohl aufnehmen, aber denselben nicht für die Dauer zu fixiren vermögen. Hingegen speichern dieselben Membranen, in analoger Weise wie Cellulosehäute von Cambium- und älteren Parenchymzellen, sehr zahlreicher, auf diesen Punkt genauer geprüfter Pflanzen, den blauen Farbstoff aus einem wässerigen Blauholzdekokt in unlöslicher Modifikation auf, wenn diese im kalten Zustande anzuwendende Tinktionslösung einen Zusatz von Eisenvitviol enthält.

erhält dann die erwähnte Grenzzone des Protoplasmas, als doppelt contourirtes Häutchen sehr deutlich zur Ansicht (Taf. IV Fig. 2, 5 bei h). Im Folgenden werde ich mich zur Bezeichnung dieser resistenteren Grenzzone des Protoplasmas des Ausdruckes Hüllschicht bedienen. Es entspricht diese offenbar der hyalinen, peripherischen Umkleidung, die ich bereits früher für das Protoplasma der Erbse angegeben habe[1]).

Lässt man einen trockenen Schnitt aus der inneren, quellungsfähigeren Region des Endosperms in diluirtem Alkohol aufquellen, so bemerkt man in den geschichteten Membranen der zwischen je zwei Nachbarzellen auftretenden Scheidenwände eine feine Streifung. Man findet sie niemals an Stellen der Membran, die den Zellkanten zugewandt sind; hier sind Structurzeichnungen der Zellhaut nur durch die Schichtung bedingt (Taf. V Fig. 8).

Das Aussehen der gestreiften Membranparthien wechselt von Zelle zu Zelle. An einzelnen Punkten lassen sich die aus dichter Substanz bestehenden Streifen bis zur inneren Oberfläche der Membran verfolgen. Die meisten Streifen setzen jedoch, zumal in stärker gequollenen Membranen, an der äusseren Begrenzungslinie der inneren Schale scharf ab.

Es kommt gelegentlich vor, dass einzelne Streifen auffallend stärker ausgebildet sind. Sie stellen sich als helle Linien dar, welche continuirlich zwischen den inneren Schalen benachbarter Zellen verlaufen. Man findet unter diesen auch solche, die die Zellhaut in ihrer ganzen Dicke durchsetzen. Treten solche stärker ausgebildete Streifen dicht neben einander auf, so erscheint die Zwischensubstanz auf diesen Punkten der Membran aus abwechselnd hellen und dunklen Stücken zusammengesetzt.

Bei geringer Veränderung der Lokalebene, beim Heben oder Senken des Tubus, verlieren einzelne Streifen ihre Deutlichkeit und es bringt jeder Wechsel der Einstellung neue Streifen, in veränderter Anordnung zur Ansicht. Hieraus geht unwiderleglich hervor, dass die in den Membranen vorhandenen Parthien von differentem Lichtbrechungsvermögen, welche das streifige Aussehen derselben be-

1) Vergl. meine erste Abhandlung über diesen Gegenstand im Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wissensch., Wien 1877, December-Heft.

dingen, nicht denjenigen entsprechen, welche wie Blätterdurchgänge eines Krystalls, die Schichten typisch gestreifter Membranen durchsetzen[1]). In Wirklichkeit sind also die Streifen dichtere, drehrunde Fäden, welche auf sehr eng begrenzten Stellen die geschichteten Membranen der uns beschäftigenden Endospermzellen durchziehen.

Zum Beweise hierfür dient noch ein anderes Moment. Man sieht die streifige Beschaffenheit der Membranen in zwei auf einander senkrechten Richtungen. In einer dritten, auf die beiden früheren senkrechten Richtungen, zeigen die Membranen keine Streifung, sondern eine sehr deutliche Punktirung (Taf. V Fig. 12). Diese Bilder zeigt jeder Querschnitt durch die verdickten Membranen. Besitzen diese in Präparaten von entsprechender Dicke eine derartige Lage, dass in denselben die Streifen nahezu senkrecht zur Unterlage verlaufen, so kann man beim Wechsel der Einstellung ihr Profil in die Längsansicht übergehen sehen.

Nachdem nunmehr sichergestellt ist, dass die Membranen je nach ihrer Lage im Gesichtsfeld, gestreift oder punktirt erscheinen, so lässt sich der Bau derselben mit Rücksicht auf diese Structurzeichnungen, die wie Auf- und Grundriss in Relation zu bringen sind, ohne Schwierigkeit räumlich construiren. — In dieser Beziehung lehrte die Betrachtung nur wenig gequollener Schnitte, dass die Streifen unter diesen Verhältnissen in einer Zone auftreten, die räumlich aufgefasst, die Gestalt eines Cylinders besitzt, dessen Grundflächen, je nach der Ausbildung der Streifen, die innere Schale an ihrer äusseren oder inneren Oberfläche treffen. Die Mantelflächen, des von parallelen Streifen durchzogenen cylindrischen Mittelstückes der Scheidewände berühren an keinem Punkte die Zellkanten; sie erscheinen daher auf wirklichen oder optischen Durchschnitten der Membranen von nicht punktirten, ringförmigen Zonen umschlossen. In Folge stärkerer Quellung geht das gestreifte Mittelstück der Membranen in die Tonnenform über, indem jenes in der Ebene des Aequators, dem die aus der Zwischensubstanz gebildeten Querscheibe entspricht, stärker als an den beiden Grundflächen verbreitert wird.

---

1) Vergl. Nägeli: Ueber den inneren Bau der vegetabilischen Zellenmembranen im Sitzungsbericht der königl. bayr. Akad der Wissensch. in München vom 7. Mai 1864 (S. 297).

Dadurch wird jedoch der ursprüngliche geradlinige, zur Lamelle der Zwischensubstanz senkrechte Verlauf der Streifen geändert und es erscheinen nun diese um so auffälliger bogenförmig gekrümmt, in je grösserer Entfernung dieselben von der zur Zwischenlamelle senkrechten Axe der Tonne auftreten.

Was mich aber hauptsächlich bestimmt, das gestreifte Aussehen der Membranen aus Verhätnissen im Baue derselben abzuleiten, die dem Wesen einer Streifung absolut fremd sind, sind die Erscheinungen, welche die Behandlung mit Jodpräparaten an den Membranen der inneren, quellungsfähigeren Region des Endosperms hervorruft. Unter diesen Verhältnissen färben sich sämmtliche Streifen gelb oder braun und sie erscheinen nun als feine, die Zellhäute in ihrer ganzen Dicke durchsetzende gefärbte Fäden (Taf. V Fig. 10).

Zur Darstellung der in den Membranen befindlichen Fadenzüge mittelst Jod genügt schon die unmittelbare Behandlung trockener Schnitte mit wasserhaltiger, alcoholischer Jodtinktur oder Jodkaliumjod. Auf diese Weise erhaltene Präparate sind jedoch durch die Inhaltskörper zerschnittener Zellen oft so sehr verunreinigt, dass man den feineren Bau der Membranen nur auf engbegrenzten Stellen der Präparate mit Deutlichkeit wahrnehmen kann. Durch ein einfaches Verfahren kann dieser Uebelstand ganz beseitigt werden. Trockene, etwas dickere Schnitte werden in einem kleinen Probirröhrchen ca. 5 Minuten mit verd. alkohol. Jodtinktur oder Jodkaliumjod behandelt. Man schüttelt hierauf die gelb gewordenen Schnitte durch, nachdem zuvor etwas Wasser nachgefüllt wurde. Anhängende Inhaltspartikel sind nun gänzlich entfernt und man erhält so Präparate, welche unter Wasser mikroskopisch untersucht, wegen der Deutlichkeit der die Membranen durchsetzenden Fadenzüge, einen höchst frappirenden Anblick gewähren, was namentlich innerhalb dickerer Parthien der Schnitte in höchst überraschender Weise der Fall ist. Hier erscheinen nämlich die Inhaltskörper unverletzter Zellen als mannigfach geformte dunkle Ballen, von denen aus nach den benachbarten Zellen hin braune oder gelbe Fadenzüge unter bereits angegebenen Richtungsverhältnissen ausstrahlen und continuirlich aus jeder Zelle in die benachbarte übergehend, ihre Ausgangscentra in der Peripherie des Lumens in einer Weise verbinden, dass man zum Vergleich mit einigem Recht den bekannten Bau der Röhren-

knochen heranziehen könnte: es würden dann die tief braunen Inhaltskörper den Knochenkörperchen, die feinen, in der Membran verlaufenden Fäden den Knochenkanälchen entsprechen.

Bilder, die man erhält, wenn trockene Schnitte zuerst mit alkohol. Jodtinktur und hierauf mit Chlorzinkjod behandelt werden, zeigen die beschriebenen Verhältnisse mit sehr grosser Deutlichkeit, nur sind dieselben wegen der gleichzeitig stattfindenden, sehr starken Quellung der Membranen nur von kurzem Bestande. Nichtsdestoweniger ist diese Behandlungsweise der Präparate sehr geeignet, den continuirlichen Verlauf der Fäden in der Membran klar zu demonstriren, da dieselben in der durch Aufquellen schwächer lichtbrechend und durchsichtiger gewordenen Zwischensubstanz mit der grössten Deutlichkeit hervortreten.

Aus dem bisher Angeführten ergiebt sich zur Evidenz, dass die punkt- resp. fadenförmige Structurzeichnung der Membranen nicht der optische Ausdruck eines räumlich wechselnden Wassergehaltes derselben ist, sondern durch eigenthümliche fadenartige Bildungen bedingt ist. Ich glaube mit Bezug auf diesen Befund als Resultat folgenden Satz aussprechen zu dürfen: Die Membranen des quellungsfähigeren Theiles des Endosperms sind in ihrer ganzen Dicke von feinen, zwischen benachbarten Zellen eine vollständige Höhlengemeinschaft herstellenden Verbindungskanälen durchzogen, in denen mit Jod sich gelb oder braunfärbende Fäden als Ausfüllungsmasse stecken.

Ganz analoge Structurverhältnisse bringt die Behandlung der Präparate mit wässeriger Jodtinktur auch in den Membranen durchschnittener Zellen beim Beginn der Quellung der ersteren zur Anschauung. In stärker gequollenen Membranen offener Zellen mit bedeutend verengertem Lumen erscheinen die Fäden in deutlich wahrnehmbare Punktreihen aufgelöst, welche gegen das Lumen der Zellen hin von den innersten Schichten der Zellhaut abgeschlossen werden (Taf. V Fig. 11). Man kann aus diesem Verhalten mit voller Sicherheit den Schluss ziehen, dass die Ausfüllungsmasse der Verbindungskanälchen ein geringeres Quellungsvermögen als die umgebende Substanz der Zellmembran besitzt, und dass der Aggregatzustand derselben, von demjenigen eines flüssigen Körpers erheblich verschieden ist. Der Zerfall der in den Verbindungskanälen steckenden Fäden

in Punktreihen ist daher nur durch die Annahme begreiflich, dass die in nur engen Grenzen dehnbare und quellungsfähige Substanz derselben an die Wände, der in Folge der Quellung der Membran in radialer Richtung sich verlängernden Verbindungskanäle, stark adhärirt.

Der Thatsache, dass man die Fäden auch in den Membranen durchschnittener Zellen darstellen kann, kommt noch eine Bedeutung für die höchst wichtige Frage nach der Herkunft der Ausfüllungsmasse der Verbindungskanäle zu. Denn hieraus geht unwiderleglich hervor, dass die Ausfüllungsmasse nicht erst durch den Druck, den die in radialer Richtung aufquellende Membran auf den Inhalt ausübt, aus dem letzteren heraus- und in die Verbindungskanäle hineingepresst wird. Es ist vielmehr durch die zuletzt angeführte Thatsache der vollständige Beweis für die Präexistenz, einer in Bezug auf das Verhalten gegen Jod, mit dem protoplasmatischen Zellinhalt übereinstimmenden Ausfüllungsmasse in den Verbindungskanälen, erbracht.

Zur richtigen Deutung der dargestellten Befunde lässt sich auf Grund der gemachten Erfahrungen nur eine einzige Möglichkeit finden und diese entspricht der Auffassung, dass die Protoplasmakörper der inneren Zellen des Endosperms sich mit dünnen, in den feinen Verbindungskanälen verlaufenden Strängen unter einander in Verbindung setzen und so zu einer Einheit höherer Ordnung zusammentreten. In Consequenz dieser Auffassung gelangen wir zur Schlussfolgerung, dass im Bau einer bestimmten Region des in Betracht kommenden Gewebes von dem allgemeinen Princip, welches sonst den Bau des Pflanzengewebes beherrscht und in seiner Durchführung auf vollständige Sonderung der Protoplasmakörper im Gewebeverbande auftretender Zellen hinzielt, in ganz unzweideutiger Weise Umgang genommen wird.

Bei allen bisher auf den Bau dieser Zellen gerichteten Untersuchungen haben sich keinerlei Erscheinungen ergeben, die gegen die vorgebrachte Deutung der früher erörterten Befunde sprechen würden. So ist der Umstand, dass die Oberfläche der von der Membran abgelösten Hüllschicht des Protoplasmas stets glatt erscheint, gewiss kein Argument gegen die Annahme des unter normalen Quellungsverhältnissen des Gewebes vorhandenen Zusammen-

hanges der in den Verbindungskanälen befindlichen Fäden, mit der hautartig ausgebildeten Oberfläche des Protoplasmas. Denn es ist ja möglich, dass zwischen den die Zellhaut durchziehenden Fäden und den Wänden der Verbindungskanäle der aus gegenseitiger Adhäsion sich ergebende Zusammenhang stärker ist als derjenige zwischen den Fäden und der Insertionsstelle dieser an der Oberfläche des Protoplasmas. Es können daher alle Ursachen, welche die Ablösung der Hüllschicht von der Innenfläche der Membran zur Folge haben, wohl eher ein Abreissen der Fäden an der Insertionsstelle bewirken, als dazu beitragen, dieselben aus den sie einschliessenden Kanälen herauszuziehen.

Für die im Obigen angedeuteten Beziehungen der in den Kanälen befindlichen Ausfüllungsmasse zur hautartigen Umkleidung des Protoplasmas dürfte sich eine nähere Begründung aus Folgendem ergeben. Bringt man trockene Schnitte in sehr wasserarme Jodtinctur, so tritt an manchen Stellen der Präparate, wegen der unter diesen Verhältnissen zu Stande kommenden Färbung der Fäden, die beschriebene Structur der Membranen sehr deutlich hervor (Taf. V Fig. 9). — An anderen Stellen der Präparate besitzen jedoch die Membranen ein fast homogenes Aussehen und es erscheinen hier die ungefärbten Fäden im besten Falle mit keiner grösseren Deutlichkeit, als bei der Untersuchung trockener Schnitte im diluirten Alkohol. Die Hüllschichten des Protoplasmas zeigen in solchen Präparaten analoge Verschiedenheiten der Färbung, die in der Regel so weit gehen, dass man eine wasserarme Jodtinctur geradezu als Mittel zur deutlichen Demonstration dieser hyalinen Umkleidungen des Protoplasmas bezeichnen könnte, da dieselben im ungefärbten Zustande, mit der grössten Deutlichkeit, als helle Säume auf die Oberfläche des tiefbraunen Körnerplasmas hervortreten (vergl. Taf. IV Fig. 6). Diese Verschiedenheiten in der Färbung der Fäden und Hüllschichten sind von der Dauer der Einwirkung des Untersuchungsmediums durchaus unabhängig; denn trockene Schnitte, welche 48 Stunden mit wasserarmer Jodtinctur in einem verschlossenen Fläschchen behandelt wurden, besassen nach wie vor dasselbe Aussehen. Ich muss auf Grund einschlägiger Erfahrungen annehmen, dass durch eine länger andauernde Einwirkung dieses Mediums sogar bereits zu Stande gekommene Färbungen rückgängig gemacht

werden. Lässt man jedoch zu Präparaten, die in wasserarmer Jodtinctur liegen, nachträglich etwas Wasser hinzufliessen, so gewinnen dieselben sofort in Bezug auf die Färbung der Fäden und Hüllschichten des Protoplasmas ein ganz gleichmässiges Aussehen.

Gegen Farbstoffe — Carmin in ammoniakalischer und alkoholischer Lösung [1]) — verhält sich die Hüllschicht des Protoplasmas ganz indifferent. Ich gewann bei häufiger Wiederholung dieser Tinktionsversuche die Ueberzeugung, dass der Hüllschicht in demselben Grade wie der peripherischen Umkleidung des Protoplasmas der Erbse, die ich bereits früher auf diesen Punkt eingehender geprüft habe [2]), das Vermögen den genannten Farbstoff durch Accumulation in ihrer Substanz anzuhäufen und in dieser unlöslich zu fixiren, völlig abgeht.

Ebenso wenig gelang es mir, die Fäden mit Carminlösung zu tingiren und es blieben daher alle Versuche, den beschriebenen Bau der Membranen durch Tinktion der in den Verbindungskanälen befindlichen Ausfüllungsmasse darzustellen, ohne Resultat.

Aus dem eben Mitgetheilten geht hervor, dass die Substanz der in den Verbindungskanälen befindlichen Ausfüllungsmasse und die Hüllschicht des Protoplasmas gegen alkoholische Jodtinctur und die angewandten Carminlösungen ein durchaus analoges Verhalten zeigen. Hieraus ziehe ich den Schluss, dass die in den Verbindungskanälchen steckenden Fäden nichts anderes, als dünne mit einander zusammenhängende Fortsätze der Hüllschicht des Protoplasmas benachbarter Zellen sind. Dass dieselben an trockenen oder in absolutem Alkohol liegenden Präparaten nicht gesehen werden, hängt wohl nur mit übereinstimmenden Lichtbrechungsverhältnissen ihrer Substanz und der umgebenden Zellmembran zusammen. Durch Wasserimbition wird die ursprüngliche Dichte beider in ungleichem Grade verändert und es treten dann die Fäden in den geschichteten Membranen mit grösserer oder geringerer Deutlichkeit hervor.

Unterwirft man Längsschnitte, die sämmtliche Zellschichten

---

1) Die alkoholische Carminlösung wurde nach der von Grenacher gegebenen Vorschrift bereitet, l. c. S. 468 und S. 55 ff.

2) Vergl. meine zweite Abhandlung über das Protoplasma der Erbse im Sitzungsbericht der Kais. Akad. der Wissensch., Wien 1878, Juni-Heft (S. 39 des Separatabdrucks).

zwischen der Oberfläche des Endosperms und dem im letzteren befindlichen Hohlraum umfassen, der mehr erwähnten Behandlung, so tritt der beschriebene Bau erst in einiger Entfernung von der epidermisähnlichen, äussersten Zelllage mit Deutlichkeit hervor. Die prägnantesten Bilder geben die in radialer Richtung etwas verlängerten Zellen der mittleren Zone. — In der relativ kleinzelligen Umgebung des Hohlraumes können zwischen benachbarten Protoplasmakörpern ausgespannte Fortsätze ebenfalls sichtbar gemacht werden. In der innersten Zelllage des Endosperms werden nur solche Wände von Strängen durchzogen, mit denen diese Zellen untereinander und mit denjenigen der nächstfolgenden nach aussen gelegenen Schicht zusammenhängen. Ihre inneren, dem Hohlraum zugewandten Wände zeigen ausser der Schichtung kein weiteres Structurverhältniss.

Gegen die äusseren Zelllagen hin wird der beschriebene Bau allmälig undeutlich. Dies ist schon in der 2. bis 3. Zelllage unter der epidermisähnlichen Schicht der Fall. In der letzteren und der zunächst unter derselben liegenden Schicht habe ich eine streifige Differenzirung der Membranen im wasserimbibirten Zustand derselben constant vermisst. Demgemäss konnten in diesen Parthien des Gewebes auch keine Verbindungskanäle sichtbar gemacht werden.

Der beschriebene feinere Bau der Membranen und die dadurch ermöglichte Continuität der Protoplasmakörper im Gewebeverbande auftretender Zellen findet eine nächste Analogie in dem bekannten Bau der Siebröhren. So einladend auch der anatomische Bau der letzteren zum Vergleich ist, so wäre dieser dennoch nur mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der zwischen den einzelnen Siebröhrengliedern vorhandenen und bekanntlich perforirten Scheidewände zulässig, da der Inhaltsmasse der in Betracht genommenen Zellen wohl kaum die Dignität des Protoplasmas zugestanden werden dürfte [1]).

Ehe ich die auf Strychnos nux vomica Bezug habenden Mittheilungen schliesse, will ich noch auf eine Thatsache hinweisen, die mir gleich beim Beginn meiner Untersuchungen auffiel. Es betrifft diese eine wirklich frappirende Uebereinstimmung zwischen dem be-

---

1) Vergl. De Bary, Handb. d. physiol. Bot. 3. Bd. 1877 S. 187. — Sachs, Lehrb. d. Botanik, 2. Aufl. 1870, S. 558.

schriebenen Verlauf der Protoplasmafortsätze in etwas stärker aufgequollenen Membranen mit Bildern, die sich aus der neuerdings von Strasburger[1]) beschriebenen strahligen Differenzirung des Protoplasmas der späteren Endospermzellen, während ihrer Anlage im Embryosack, ergeben. Nach der Darstellung dieses Autors erscheinen beim Beginn der sogenannten freien Zellbildung im Embryosack von Myosurus minimus die an der Wand derselben gleichmässig vertheilten Kerne, als Mittelpunkte von Sonnen, deren Strahlen ohne Unterbrechung von einem Zellkern zum andern reichen. In Bezug auf den Verlauf dieser Strahlen bemerkt Strasburger ausdrücklich, dass sie um so stärker bogenförmig gekrümmt sind, je mehr sie sich von der Verbindungslinie der Kerne entfernen. Dies sind Richtungsverhältnisse, die genau denen der Protoplasmafortsätze in den Membranen des Endosperms von Strychnos nux vomica entsprechen.

Ob diese Uebereinstimmung im Verlauf eine nur äusserliche, durch die Verhältnisse des Dickenwachsthums der anfänglich geschlossenen Membranen bedingte ist, oder ob die Anlage für die beschriebene Structur bereits durch die strahlige Differenzirung des Zellenprotoplasmas während der Endospermbildung gegeben ist und durch einen streng localisirten, zwischen den Strahlen der ursprünglichen Sonnen fortschreitenden Vorgang der Zellhautbildung erhalten bleibt, dies sind Fragen, die a priori nicht zu entscheiden sind und nur auf dem Wege der entwickelungsgeschichtlichen Untersuchung einer definitiven Lösung zugeführt werden könnten.

Analoge Structuren der Zellmembranen habe ich bisher nur im Endosperm zweier Palmenarten aufgefunden. Es dürften dieselben jedenfalls auch mit analogen Eigenthümlichkeiten des Baues der Protoplasmakörper zusammenhängen. Die darauf bezüglichen Beobachtungen will ich ohne weitere Vorbereitung mittheilen, da dieselben einerseits den bisher erwähnten gemäss sind und daher mit

---

1) Vergl. Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zelltheilung, Botanische Zeitung 1879, No. 17. Ich ersuche den Leser, hauptsächlich die Fig. 5 und 6 in Taf. IV zur citirten Abhandlung Strasburger's mit meiner Fig. 10 Taf. II zu vergleichen.

diesen die vollständigste Analogie darbieten und andererseits ich bei der Besprechung derselben weder Vorgänger zu benutzen noch zu widerlegen habe. Einige allgemeinere Bemerkungen über die hier vorliegenden Besonderheiten im Baue der Membranen verspare ich bis zum Schluss.

Endosperm von Areca oleracea.

In Wasser aufgequollene parallel zur Oberfläche des Samens geführte Schnitte zeigen den in Fig. 13 Taf. V abgebildeten Bau der Membranen. Von besonderen Structureigenthümlichkeiten der sehr stark verdickten Membranen ist unter diesen Verhältnissen nichts zu sehen. Lässt man jedoch die Schnitte in Chlorzinkjod aufquellen, bis die Membranen eine gleichmässige blaue Färbung angenommen haben, so bemerkt man innerhalb der Membranparthien, welche die gewöhnlich gegen einander gerichteten Porenkanäle nach aussen hin abschliessen, feine die Mittellamelle durchsetzende Fäden (vergl. Taf. VI Fig. 14). Das von ihnen durchzogene zwischen den verbreiterten Enden der Porenkanäle befindliche Stück der Zellhaut besitzt die Gestalt einer Tonne, deren Grundflächen von der elliptisch oder kreisförmig begrenzten Basis des Tüpfelkanals gebildet werden. Der Verlauf der Fäden entspricht also vollständig demjenigen in den Membranen des Endosperms von Strychnos nux vomica und es wiederholen dieselben im Kleinen die Verhältnisse des früher besprochenen Gewebes. Eine Verschiedenheit von dem vorhin geschilderten Baue besteht aber doch insofern, als die Fäden nicht am ganzen Umfang des Lumens entspringen.

Die Porenkanäle benachbarter Zellen sind nicht überall genau gegeneinander gerichtet. Ich habe Bilder, die der mit einem Sternchen bezeichneten Stelle in Fig. 14 Taf. VI entsprechen, öfters gesehen. Die Differenzen vom gewöhnlichen Verlauf der Porenkanäle rühren davon her, dass auf der einen Seite der Scheidewand zwei Porenkanäle, auf der andern nur ein einziger auftritt. Demgemäss werden die Membranen auf diesen Stellen von zwei besonderen Fadensystemen durchzogen, deren Axen unter einem spitzen Winkel gegen einander gerichtet sind.

Ganz in derselben Weise, wie für Strychnos nux vomica muss ich mich auch über diese zwischen den blinden Enden der Poren-

kanäle ausgespannten Fäden aussprechen, da die Darstellbarkeit derselben wohl nur im Vorhandensein von Protoplasmasträngen durchzogener feiner Verbindungskanäle ihren anatomischen Grund haben kann. Für diese Annahme finde ich eine directe Bestätigung darin, dass die Fäden mit noch grösserer Schärfe und Deutlichkeit hervortreten, wenn die Schnitte vor der Behandlung mit Chlorzinkjod in Jodkaliumjod gelegt werden.

Endosperm der Phoenix dactylifera.

Die Darstellung der in den Membranen verlaufenden Verbindungskanälchen und in diesen steckenden Fortsätze des Protoplasmas gelingt bei diesem Objekt in ganz ausgezeichneter Weise, wenn man die Schnitte zuerst mit Jodkaliumjod durchtränkt und dann in Chlorzinkjod aufquellen lässt An solchen Präparaten bemerkt man, wenn die Schnitte parallel zur Oberfläche des Samens geführt wurden, zwischen den gebläuten Schichten der Membranen, kleine, schwach lichtbrechende aus ungefärbter Zellhautsubstanz bestehende drei- oder viereckige Zwischenfelder. In ihrem Mittelpunkte treffen die Mittellamellen der angrenzenden Zellen zusammen, wodurch jedes helle Zwischenfeld in eine entsprechende Anzahl kleinerer Abtheilungen zerlegt wird (Taf. VI Fig. 15, 17 bei x).

Zwischen den blinden Enden der auf correspondirenden Punkten benachbarter Zellen auftretenden Porenkanäle, bemerkt man schwach in's Gelbliche spielende Scheiben, die von deutlich dunkelgelb oder braun gefärbten Stäbchen durchzogen werden. In der Mittelebene jeder Scheibe tritt eine stark lichtbrechende gelblich gefärbte, der Mittellamelle entsprechende kreisrunde Mittelplatte auf (Taf. VI Fig. 17 bei a b, c d). Auf der Querschnittsansicht erscheint dieselbe je nach ihrer Lage als helle Linie, oder, wenn sie schief auf die Unterlage gerichtet ist, als in die Länge gezogene biconvexe Linse. Der Durchmesser der Mittelplatte ist stets grösser als derjenige der Tüpfelflächen.

Gegen das Lumen der Zellen hin ist jede von den Stäbchen durchzogene Scheibe von der stark lichtbrechenden Innenschicht der Membran begrenzt, die auf allen Punkten die Reaktion einer Cellulosehaut zeigt. An der übrigen zwischen der Innenschicht der

Membran und der Mittelplatte befindlichen Substanz der Zellhaut habe ich mit Sicherheit eine Bläuung nicht wahrgenommen, es erschienen mir vielmehr die gelben oder braunen Stäbchen auch bei gesonderter Untersuchung unter sehr starken Vergrösserungen bei sehr günstigen Beleuchtungsverhältnissen immer durch helle ins Gelbliche spielende Zwischenräume getrennt.

Die auf die Tüpfelflächen senkrecht gerichteten Stäbchen lassen sich continuirlich durch die Mittelplatte und durch die ganze Dicke der die Ausgänge der Tüpfelkanäle abschliessenden Scheiben verfolgen.

Behandelt man in Wasser aufgequollene Schnitte nachträglich mit conc. Schwefelsäure, so erscheinen die Stäbchen als dunkle Streifen, von augenscheinlich geringerem Lichtbrechungsvermögen als die umgebende Zellhautsubstanz. Lässt man jedoch zum aufgequollenen Präparat etwas Jodkaliumjod hinzufliessen, so treten diese dunklen Streifen deutlicher hervor, indem sie eine gelbe oder braune Färbung annehmen und dann den Stäbchen entsprechen, welche durch Chlorzinkjod auf derselben Stelle der Membran sichtbar gemacht werden können. Berücksichtigt man diese Thatsache, so kommt man unabweislich zur Erklärung, dass die streifige Differenzirung der gequollenen Scheiben durch lokal ausgeprägte Unterschiede im optischen Verhalten nicht bedingt sein kann, dass dieselbe vielmehr auch in diesem Falle mit Verhältnissen im Baue zusammenhängt, welche unter den bereits dargelegten Gesichtspunkt zu bringen sind.

Die Fig. 16 Taf. VI. illustrirt den Bau dieser Zellen im Längsschnitt nach der Quellung in Chlorzinkjod. Um diese Zeichnung nicht mit unnöthigem Detail zu überhäufen, wurde die hier nicht näher in Betracht kommende Schichtung der Membranen weggelassen. Im Uebrigen entspricht dieselbe den natürlichen Verhältnissen. Zur schnelleren Orientirung des Lesers habe ich einige Punkte dieser Figur mit Buchstaben bezeichnet. Zwischen a und b verläuft die Querwand der in radialer Richtung — senkrecht zur Oberfläche des Endosperms — verlängerten Zellen. Der Längsschnitt der Seitenwände zeigt sehr häufig in einer Flucht liegende Paare gegen einander gerichteter Porenkanäle, zwischen denen auf Strecken von wechselnder Ausdehnung die verdickten Stellen der Membran auf-

treten. In den letzteren erscheinen nach der Behandlung mit Chlorzinkjod linsenförmige, gegen die gebläuten Membranschichten hin scharf abgesetzte Zwischenräume (c, d, e), die von einer sehr schwach lichtbrechenden Substanz erfüllt sind. Gegen Chlorzinkjod verhält sich dieselbe vollkommen indifferent und sie stimmt auch in Bezug auf dieses Verhalten ganz mit der Substanz überein, aus der die vorhin erwähnten hellen Zwischenfelder der in ähnlicher Weise behandelten Querschnitte bestehen. Bei gesonderter Betrachtung unter stärkerer Vergrösserung bemerkt man in jedem hellen Zwischenraum eine feine, der Mittellamelle dieser Theile der Zellhaut entsprechende Linie, die diesen der Länge nach durchzieht und continuirlich in die beträchtlich dickere Mittelplatte der perforirten Scheiben übergeht.

Die Mittellamelle mit Chlorzinkjod behandelter dünner Längsschnitte der Seitenwände besitzt daher das Aussehen eines bandartigen Streifens, welcher zwischen den Tüpfelflächen stärker verdickt ist und hier aus dichterer Substanz als die zwischen den Wandverdickungen befindlichen Abschnitte desselben, besteht.

Das Aussehen in Chlorzinkjod aufgequollener Querwände, in denen ebenfalls mit Verbindungskanälen communicirende, gegen einander gerichtete Paare von Tupfelkanälen auftreten, entspricht nur wenig demjenigen der Seitenwände. Denn hier setzt sich die Beschaffenheit der zwischen den Tüpfelkanälen befindlichen Mittelplatten continuirlich auf die übrigen zwischen den Wandverdickungen verlaufenden Theile der Mittellamelle fort und es entspricht dieser daher am Querschnitt ein schmales Band (a b), welches auf allen Punkten übereinstimmende Dicke und Lichtbrechungsverhältnisse zeigt. Eine weitere Abweichung ergiebt sich noch daraus, dass die vorhin beschriebenen linsenförmigen Mittelstücke, selbst nach der intensivsten Quellung in Chlorzinkjod, in den Querwänden nicht zum Vorschein kommen.

Ueberlässt man Längsschnitte durch längere Zeit der Einwirkung von Chlorzinkjod, so verlieren die in den erwähnten linsenförmigen Zwischenräumen verlaufenden Theile der Mittellamelle zunächst an Deutlichkeit, später entschwinden sie gänzlich dem Blick. Im Gegensatz zu diesem Verhalten ist die Mittellamelle der Querwände in demselben Maasse wie die Mittelplatten in den Seiten-

wänden gegen dieses Reagens in hohem Grade resistent und es konnte niemals ein Verblassen derselben wahrgenommen werden.

Mit der jedenfalls äusserst geringen Quellungsfähigkeit dieser Theile der Mittellamellen des Gewebes dürfte, wie ich vermuthe, zusammenhängen, dass die den Verbindungskanälchen entsprechenden Stäbchen stets einen geradlinigen Verlauf zeigen und dass selbst in sehr vorgerückten Quellungsstadien der Membranen nie die für Areca oler. so charakteristische tonnenförmige Anordnung derselben zu Stande kommt. Diese Verschiedenheiten resultiren wohl daraus, dass beim letztgenannten Object die in Chlorzinkjod aufquellenden äussersten Schichten der Zellhaut an der Mittellamelle keinen so festen Rückhalt wie bei Phoenix dact. finden, da hier die geringe Quellungsfähigkeit derselben dem in tangentialer Richtung sich äussernden Ausdehnungsstreben der peripherischen Zellhautschichten entgegentritt und so auch die Ausbreitung des Systems von Verbindungskanälen in der Ebene des Aequators verhindert.

Die bereits für die Endospermzellen von Strychnos nux vomica hervorgehobene Analogie mit dem Baue der Siebröhren spricht sich in beiden vorhin behandelten Fällen noch deutlicher und so bestimmt aus, dass man die betreffenden Endospermgewebe geradezu als mit Siebplatten ausgestattete Parenchymgewebe ansprechen könnte. In Consequenz dieser Auffassung müsste jedoch diesen Parenchymgeweben ein weiterer, denselben sonst nicht zukommender physiologischer Charakter zugestanden werden. Dieser wird durch die in der Membran präformirten fest begrenzten Verbindungskanälchen bestimmt, durch welche in den vitalen Zuständen dieser Gewebe, die Stoffwanderung zwischen den Zellen einerseits von osmotischen Vorgängen unabhängig gemacht und andererseits das Zustandekommen derselben in der Form einer Massenbewegung ermöglicht wird, welche in analoger Weise wie diejenige zwischen Siebröhrengliedern verlaufen müsste.[1])

In letzterer Beziehung darf die physiologische Bedeutung der in den verdickten Membranen auftretenden Verbindungskanälchen nicht unterschätzt werden. Denn so sehr auch die starke Verdickung der

---

1) Vergl. Sachs, Lehrbuch der Botanik, IV. Aufl. S. 683.

Membranen der untersuchten Endospermgewebe im Hinblick auf die ernährungs-physiologische Bedeutung derselben für die Entwickelung des Keimes als vortheilhaft bezeichnet werden muss, so sehr muss ja dieselbe die Ausgiebigkeit der Diffusionsvorgänge zwischen den Zellen, sowohl im Stadium der eigenen Ernährung, als auch im späteren der Resorption während der Keimung entschieden beeinträchtigen. Ich finde daher in den beschriebenen Eigenthümlichkeiten des Baues, durch welchen nicht nur eine Fortschaffung der Nährstoffe aus dem Protoplasma des Embryosackes nach den wachsenden Zellen des Endosperms hin, sondern auch die Entleerung der Reservestoffbehälter während der Keimung wesentlich erleichtert wird, die causale Erklärung für das Vorhandensein derselben.

Als ein für diese Auffassung günstiges Moment betrachte ich die Thatsache, dass die relativ dünnwandigeren Membranen in den äusseren Zelllagen des Endosperms von Strychnos nux vomica und aller auf diesen Punkt untersuchten Samen von Umbelliferen keine Verbindungskanäle besitzen, da auf molekularen Umlagerungen beruhende Diffusionsbewegungen hier wohl auf kein erhebliches Hinderniss treffen und daher auch für die Zu- und Ableitung von Nährstoffen ausreichen dürften.

Höchst auffallend ist die Thatsache, dass in den von breiten Porenkanälen durchzogenen, stark verdickten Membranen des Endosperms von Strychnos potatorum, welche in Bezug auf die Schalenbildung mit denjenigen von Strychnos nux vomica in allen wesentlichen Punkten übereinstimmen, keine Verbindungskanälchen auftreten. Daraus geht hervor, dass den Porenkanälen für die in Betracht kommenden, soeben im Princip angedeuteten physiologischen Vorgänge, eine wichtige stellvertretende Bedeutung zukommt, die es durchaus unzulässig erscheinen lässt, den in den getüpfelten Membranen des Endosperms der untersuchten Palmensamen vorgefundenen Bau für diese ganze Gruppe zu verallgemeinern.

Ueberblicken wir die gewonnenen, in der vorliegenden Abhandlung niedergelegten Resultate der Untersuchung, so wird durch dieselben die Thatsache festgestellt, dass die verdickten Membranen des Endosperms einiger Samen von einem System von Verbindungskanälen durchzogen werden, durch welche eine offene Communication

zwischen benachbarten Zellelementen und ein continuirlicher Zusammenhang ihrer Protoplasmakörper hergestellt wird. —

Der Umstand, dass die Darstellung des beschriebenen Baues in den verdickten Membranen des Endosperms in systematischer Beziehung sehr weit abstehender Pflanzen gelungen ist, darf zur Hoffnung berechtigen, dass wir demselben auch noch bei anderen Objecten begegnen werden.

Czernowitz, im Juli 1879.

Erklärung der Abbildungen.

(Vergrösserung in Parenthese.)

Taf. IV.

Fig. 1—7 Endosperm von Strychnos nux vomica.

Fig. 1 (500). Die äussersten Zelllagen des Endosperms an einem senkrecht zur Oberfläche des Samens geführten Schnitt.

Fig. 2 (620). Querschnitt in etwas grösserer Entfernung von der Oberfläche parallel mit dieser nach Einwirkung von Glycerin. h die von der inneren Oberfläche der Membran abgelöste Hüllschicht des Protoplasmas, z Zwischensubstanz, m mittlere, i innere Schale der Membran.

Die Fig. 3—12 illustriren den Bau der inneren Zellen des Endosperms, an parallel mit der Oberfläche desselben geführten Schnitten.

Fig. 3 (630). Durch Quellung in Wasser veränderte Membran einer durch den Schnitt geöffneten Zelle; i_1 und i_2 zwei besondere, durch Quellung aus der inneren Schale hervorgegangene Complexe von Schichten.

Die übrigen Bezeichnungen in dieser und den folgenden Figuren wie bei Fig. 2.

Fig. 4 (620). Membran einer geschlossenen Zelle beim Abschluss der Quellung im Wasser.

Fig. 5. Zelle aus einem mit Glycerin behandelten Schnitt.

Fig. 6 (620). Zelle aus einem mit wasserarmer Jodtinktur behandelten Schnitt. Die Hüllschicht (h) ist auf der Oberfläche des tiefbraunen Körperplasmas als heller Saum sichtbar.

Fig. 7 (620). Differenzirter Zustand des Protoplasmas nach Behandlung mit Glycerin. Bei h sieht man einen Theil der Hüllschicht als doppelt contourirten Saum.

Taf. V.

Fig. 8—12. Endosperm von Strychnos nux vomica.

Fig. 8 (620). Streifige Differenzirung in diluirtem Alkohol aufgequollener Membranen.

Fig. 9 (620). Mit wasserarmer Jodtinktur in noch ungeschichteten Membranen dargestellte Verbindungskanäle.

Fig. 10 (460). Eine Parthie geschlossener Zellen eines dickeren Schnittes. Die Protoplasmafortsätze in den Verbindungskanälchen wurden mit Jodkaliumjod dargestellt. Die letzteren entsprechen braune, die Zellwände durchziehende Fäden. (S. Text p. 176.)

Fig. 11 (620). In Punktreihen aufgelöste Protoplasmafortsätze einer durchschnittenen, stark gequollenen Membran nach der Darstellung der ersteren mit Jodkaliumjod.

Fig. 12 (620). Querschnitt durch den verdickten Theil der Membran; man sieht die Verbindungskanäle als Punkte im Profil. Im oberen Theil der Fig. 10 zeigt eine Zelle analoge Verhältnisse.

Fig. 13 (620). Querschnitt durch das Endosperm von Areca oleracea, in einiger Entfernung von der Oberfläche derselben, in Wasser aufgequollen.

Taf. VI.

Fig. 14 (620). Wie Fig. 13, nach Behandlung mit Chlorzinkjod. Man sieht zwischen den Enden der Tüpfelkanäle in der Membran verlaufende feine Verbindungskanäle. In Bezug auf die mit * bezeichnete Stelle vergl. Text p. 183.

Fig. 15—17. Endosperm von Phoenix dactylifera.

Fig. 15 (620). Querschnitt nach Behandlung mit Chlorzinkjod, wodurch die in den nicht verdickten Membranstellen vorhandenen Verbindungskanäle als gelbe Stäbchen hervortreten. In der Mittelebene der siebplattenartig durchbrochenen Membranstellen tritt die Mittelplatte auf. (Text p. 184.) x wie in Fig. 17.

Fig. 16 (500). In Chlorzinkjod aufgequollener Längsschnitt. Vergl. Text p. 185.

Fig. 17 (700). Querschnitt wie Fig. 15. a b, c d Mittelplatten, x helle von den Mittellamellen angrenzender Zellen durchzogene Zwischenfelder, die von den gebläuten Membranschichten umschlossen werden.

Ueber Korkwucherungen auf Blättern.

Von

E. Bachmann.

Hierzu Tafel VII—X.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Lenticellen häufig mit anderen Gebilden, meist localen Korkwucherungen, verwechselt worden sind und dass sich in Folge dessen ausgezeichnete Forscher zu allerlei Irrthümern haben verleiten lassen, bis vor Kurzem durch die vorzüglichen Untersuchungen Stahl's[1]) völlige Klarheit über das Wesen und die Entwickelung der Lenticellen verbreitet worden ist. Wie damit die Gefahr einer Verwechselung von Rindenporen mit ähnlichen Korkbildungen aufgehört hat, so ist uns andererseits eben dadurch die Möglichkeit geboten, auch letztere erfolgreich zu untersuchen. Stahl selbst hebt am Schluss seiner Abhandlung[2]) eine Anzahl von Pflanzen hervor, welche neben Lenticellen andere, diesen mehr oder weniger ähnliche Gebilde besitzen und erwähnt bei der Gelegenheit, dass selbst an den Blattstielen verschiedener Bäume nicht selten Korkwucherungen, welche mit echten Lenticellen eine auffallende Aehnlichkeit besitzen, vorkommen.

Diese, die Korkbildungen auf Blattstielen, hat Poulsen[3]) zum Gegenstande eingehender Untersuchungen gemacht. Allein schon in der Einleitung seiner Abhandlung macht er darauf auf-

---

1) Stahl, Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Lenticellen. Bot. Ztg. 1873. No. 36—39.

2) l. c. 616.

3) V. Poulsen, om korkdannelse paa Blade. Kjobenhavn 1875.

merksam, dass Korkwarzen nicht allein auf Blattstielen, sondern bei manchen Pflanzen (Ficus stipulata) auch auf den Blattnerven der Unterseite entständen, bei Eucalyptus, dass ausser dem Stiel sogar die Blattflächen mit kleinen Korkpolstern bedeckt, endlich bei Dammara, dass Korkwucherungen ausschliesslich auf deren Blattflächen zu finden seien.

Doch ist die Zahl der Pflanzen, welche auf der Lamina ihrer Blätter locale Korkbildungen entwickeln, keineswegs eine so geringe, wie es vielleicht hiernach scheinen möchte, vielmehr glaube ich constatiren zu können, dass dies eine kaum weniger verbreitete Erscheinung ist, als die der Korkproduction auf Blattstielen, obgleich davon meist nur solche Blätter betroffen werden, welche mehrere Jahre an den Zweigen sitzen bleiben. Wohl ausnahmslos entwickeln die Blätter, welche auf der Lamina Korkwucherungen tragen, solche auch auf dem Blattstiel, nicht aber umgekehrt. Wenn ich letztere in der folgenden Darlegung übergehe, so geschieht das einmal, weil dieser Gegenstand bereits von Seiten Poulsen's eine, wie ich mich genugsam habe überzeugen können, ganz sachgemässe Darstellung erfahren hat, das andere mal, weil beide, die Korkwarzen des Stiels und die der Lamina hinsichtlich ihres Baues, wie ihrer Entwickelung sehr viel Uebereinstimmendes aufweisen. Uebrigens werden mir Anthurium, Eucalyptus und Dammara Gelegenheit bieten, nochmals auf die Poulsen'schen Untersuchungen zurückzukommen. Hier möge nur noch hervorgehoben werden, dass ich auf dem Blattstiel von Franciscea calycina unter vielen auch eine Korkwucherung gefunden habe, welche ihren Ursprung ohne Zweifel aus der ersten subepidermoidalen Schicht genommen hatte, während in der Regel, wie Poulsen ganz richtig angiebt, die ersten Tangentialtheilungen in der Epidermis auftreten, so jedoch, „dass den radialen Streckungen und Tangentialtheilungen eine Tangentialstreckung und Radialtheilung vorausgeht.“ [1])

In Folgendem will ich nun versuchen, die Entwickelungsgeschichte solcher Korkwucherungen, welche die Blattflächen einnehmen, an einigen Pflanzen aus der Reihe der Gymnospermen, Monocotyledonen und Dicotyledonen darzulegen.

---

1) Poulsen, l. c. pag. 5.

Aeschynanthus splendens und pulcher.

Die Blätter von A. splendens sind weit reichlicher mit Korkwucherungen bedeckt, als die von A. pulcher. Bei letzterer Art trägt die Oberfläche deren mehr als die Unterfläche, während bei A. splendens umgekehrt auf der oberen Blattfläche nur einzelne zerstreute Korkhügel vorkommen, auf der Unterseite dagegen grössere Flächencomplexe mit förmlichen Korkplatten belegt sind. Dieselben lassen sich jedoch auf ursprünglich getrennte und von einander unabhängige Korkbildungsstätten zurückführen, welche bei ihrer seitlichen Ausbreitung, sofern sie dicht genug nebeneinander entstanden waren, an ihren Rändern in einander übergegangen sind. Demzufolge haben beide, nämlich die kleineren, zerstreuten Korkhügel und die ausgebreiteten Korkplatten gleiche Entstehung, was sich denn auch entwickelungsgeschichtlich mit Leichtigkeit nachweisen lässt.

Zuerst werden einige der dünnwandigen Hypoderm- (Oberseite) oder Parenchymzellen (Unterseite), welche unmittelbar unter der Epidermis liegen, nach vorausgegangener radialer Streckung tangential getheilt, und zwar so, dass die Mutterzelle halbirt wird (vergl. Fig. 1). Darauf streckt sich die innere Tochterzelle und wird gleichfalls tangential getheilt, ein Vorgang, der sich von nun an noch öfter in der jedesmaligen inneren Tochterzelle wiederholt. Durch die damit verbundene, nicht unbedeutende Streckung der Urmutterzelle wird die Epidermis empor gewölbt und schliesslich zerrissen, also die schon vorher verkorkten Zellen der äussersten Schicht des Korkgewebes blossgelegt. Die Verkorkung schreitet weiter nach innen vor; gleichzeitig werden aber auch in den inneren Tochterzellen immer neue Korkschichten gebildet, worauf die zweite Hypoderm- resp. Parenchymschicht auch noch mit der Production von Kork beginnen kann, indem nämlich in den Zellen dieser Schicht Tangentialtheilungen eintreten, allerdings nicht so zahlreich, wie in den Zellen der ersten subepidermoidalen Schicht (vgl. Fig. 2).

Ausserdem breitet sich die Korkwucherung noch im Umfange oder, im Querschnitt gesehen, nach beiden Seiten aus, indem z. B. in Fig. 1 die beiden Zellen a a, noch später die Zellen b b u. s. f. tangential getheilt werden. Hierbei kann es nun geschehen, dass mehrere benachbarte Korkbildungsstätten in ihrer Flächenausbreitung

aufeinander stossen und scheinbar zu einer verschmelzen, ich sage scheinbar, denn der Querschnitt lässt auch dann noch die beiden oder mehreren Centren erkennen, weil in ihnen die meisten Theilungen stattgefunden haben und in Folge dessen die radialen Korkzellreihen hier länger sind, als an den Verschmelzungsstellen, wo der Theilungsprocess später begonnen hat.

Die Entwickelungsgeschichte der Korkwucherungen von A. pulcher stimmt in allen Punkten mit der eben geschilderten von A. splendens überein, mit dem einzigen Unterschiede, dass es, wenigstens nach meinen Beobachtungen, bei jener niemals zu Verschmelzungen kommt.

Auch im ausgewachsenen Zustande liegen sämtliche Theilungswände des Korkgewebes untereinander und mit der Blattfläche parallel; das Phellogen bildet eine gerade, mit der Blattfläche gleichfalls parallel liegende Ebene, wodurch sich Aeschynanthus vor vielen anderen Pflanzen auszeichnet, weil bei diesen das Phellogen der Blattkorkgebilde kesselartig oder halbkugelförmig in das Gewebe des Blattes hineinragt. Zu letzterem gehört

Camellia axillaris,

deren Unterseite einzelne braune Korkwärzchen geringen Umfangs trägt. Jedes derselben ist von einem schmalen, dunkelgrünen Saum umgeben. Eine aufmerksame Beobachtung lässt überdies noch blosse Flecke von dunklerer Färbung erkennen, welche mit einer geringen Erhebung der Epidermis zusammenfallen und entweder in der Mitte einen kleinen, mit unbewaffnetem Auge oft nicht sichtbaren, braunen Punkt tragen, oder, ohne solchen, durchweg dunkelgrün erscheinen. In letzteren haben wir den frühesten Jugendzustand der künftigen Korkwarzen, welche sich auf folgende Weise entwickeln, vor uns.

Es strecken sich zunächst einige Zellen der ersten, unmittelbar unter der Epidermis liegenden Parenchymschicht in radialer Richtung auf etwa das doppelte ihrer ursprünglichen Länge, wölben hierdurch die Epidermis empor und werden dann durch eine Tangentialwand halbirt (vgl. Fig. 3). Sobald sich derselbe Vorgang in der innersten Tochterzelle noch ein-, vielleicht auch zweimal wiederholt hat, hört die Korkproduction in der ersten subepidermoidalen Lage auf, um in die Zellen der zweiten Parenchymschicht fortzuschreiten,

hierauf in die der dritten u. s. f. bis zu dem zweischichtigen Pallisadengewebe. Jede Zelle der inneren Schichten erfährt nur ein oder zwei Theilungen, begleitet von einer äusserst geringen radialen Streckung. Dafür besitzen dieselben das Bestreben und die Fähigkeit, angrenzende Intercellularräume auszufüllen, wodurch das anfänglich lückenreiche Schwammparenchym schliesslich zu einem dichten Korkgewebe wird. Näher auf die diesbezüglichen Wachsthumsverhältnisse innerhalb der einzelnen Zellen einzugehen, verspare ich mir für Ilex aquifolia und Zamia integrifolia, weil deren Mesophyll, einerseits wegen der Grösse seiner Intercellularräume, andererseits wegen der Regelmässigkeit des Baues, ganz besonders zu dieser Untersuchung geeignet ist.

Mit dem Fortschritt der Korkwucherung in tiefere Schichten erfolgt gleichzeitig die seitliche Ausbreitung. Die Zellen der ersten subepidermoidalen Schicht, welche die zuerst getheilten umgeben, werden nach vorhergegangener radialer Streckung ebenfalls tangential getheilt, verhalten sich überhaupt ganz so wie jene. Wenn aber nun die Korkbildung noch weiter um sich greift, treten in den an ihrer Peripherie gelegenen Zellen nicht mehr tangential gerichtete, sondern schiefe Theilungswände auf. So stehen in Fig. 4, dem Querschnitte einer jugendlichen Korkwucherung, die jüngsten Korkwände a und b schief zur Blattfläche, gegeneinander aber und nach innen convergent; dasselbe gilt von denen in der zweiten Parenchymschicht. Noch deutlicher tritt dies in Fig. 5, dem Querschnitt einer Korkwucherung älteren Stadiums, hervor. Dieselbe hat bereits die Form einer in das Innere des Blattgewebes einspringenden Halbkugel angenommen. In den innersten, am Pol gelegenen Zellen $p p^1$ verlaufen die Korkwände parallel mit der Blattfläche, in den Zellen der nächst äusseren Schichten wie $q q^1$ stehen sie schief und nach innen convergent, in den noch weiter ausserhalb befindlichen Zellen $r r^1$ endlich haben sich die Theilungswände schon beinahe der Senkrechten (in Bezug auf die Blattfläche) genähert. Körperlich gedacht muss selbstverständlich das durch die Buchstaben $r q p p^1 q^1 r^1$ bezeichnete, im Querschnitte bogenförmige Phellogen die Gestalt eines Kessels haben, und darin liegt ein Hauptunterschied gegenüber den Korkwucherungen von Aeschynanthus, deren Phellogen eine ebene, mit der Blattfläche parallele Schicht bildet. Der zweite

unterscheidende Punkt, um auch den nochmals hervorzuheben, besteht darin, dass bei Aeschynanthus die Korkwände alle untereinander und mit der Blattfläche parallel liegen, während dieselben bei Camellia die verschiedensten, nichtsdestoweniger aber durchaus gesetz- und regelmässige Stellungen einnehmen können.

Die beiden durch Aeschynanthus und Camellia repräsentirten Formen kehren mit solcher Constanz bei allen Pflanzen wieder, dass man sie für Blattkork, wenigstens so weit sich meine Untersuchungen erstreckt haben, geradezu als typisch betrachten kann; und wenn sich auch bei vielen Blättern grössere oder geringere Abweichungen und Uebergänge vorfinden, so sind dieselben doch nicht so auffällig, dass die Zugehörigkeit der betreffenden Korkwucherung zu dem einen oder anderen Typus nicht sofort in die Augen spränge. Manche Pflanzen erzeugen auf ihren Blättern nur die erste, seltenere Form, andere nur die zweite, noch andere endlich (oft auf einem und demselben Blatte) alle beide. Zu letzteren gehört:

Clusia flava.

Betrachten wir zunächst die nach dem ersten Typus gebauten Korkgebilde.

Sie entwickeln sich, so viel ich gesehen habe, constant auf der oberen Blattfläche und sind im ausgewachsenen Zustand flache, schmutzigbraune Korkhügel, rings umgeben von einem Saum, welcher noch etwas dunkler aussieht, als die schon an sich dunkelgrüne Oberfläche, im frühesten Stadium aber blosse dunklere Flecken ohne die centrale braune Korkplatte. Der Farbenunterschied, so gering er auch sein mag, rührt daher, dass die übrigens sehr glänzende Blattoberfläche an solchen Stellen matt oder etwas rauh ist. Deshalb sieht man auch die Flecken am deutlichsten, wenn man das Blatt in einem solchen Winkel gegen das Sonnenlicht hält, dass die glatte Oberfläche spiegelt. Späterhin erscheint in der Mitte jedes matten Fleckes ein kleiner, gelber Punkt, womit der Beginn der Verkorkung angezeigt ist. Derselbe wird immer grösser und färbt sich im Laufe der Zeit schmutzig braun.

Die Korkproduction geht hier von einigen Epidermiszellen aus und pflanzt sich anfangs ausschliesslich innerhalb der Oberhaut nach allen Seiten fort, was aber allem Anscheine nach so rasch geschieht,

dass die Korkwucherung schon sehr frühe eine nicht unbedeutende Flächenausbreitung gewinnt.

Vor jeder tangentialen Theilung strecken sich die Epidermiszellen in radialer Richtung, nicht aber alle gleichmässig oder in allmählicher Abstufung vom Centrum nach der Peripherie; vielmehr kann sich jede einzelne Zelle oder auch mehrere derselben zu einer kleinen Gruppe vereinigt, unabhängig von den benachbarten strecken. In Folge dessen ragt nach vollendeter Streckung jede solche Zelle oder Zellgruppe schwach papillenartig über die benachbarten und dazwischenliegenden im Wachsthum zurückgebliebenen Epidermiszellen empor und der Querschnitt besitzt eine unregelmässig wellige Contour. Ferner erklärt sich hieraus die Glanzlosigkeit der grünen Flecken, welche die Jugendzustände der oberseitigen Korkgebilde von Clusia darstellen.

Während nun die inneren Tochterzellen unter vorausgehender, geringer Streckung durch Tangentialwände halbirt werden, beginnen die äussersten Korkzellen ein nachträgliches Wachsthum, entweder nur nach einer Seite u. z. in radialer Richtung, oder, sofern es der Raum gestattet, möglichst allseitig, was zu einer mehr oder weniger vollkommenen Abrundung derselben führt. Niemals werden dieselben späterhin noch tangential, wohl aber dann und wann durch eine Radialwand getheilt und schliesslich, wenn sie vollständig verkorkt und abgestorben sind, von den nächst inneren Zellen abgestossen, worauf letztere das gleiche Schicksal erfahren.

In den Zellen des Phellogens kommen zwar auch radiale Theilungen vor, aber so selten, dass es mit der beiläufigen Erwähnung dieser Thatsache sein Bewenden haben mag. Denn von Bedeutung sind nur die Tangentialtheilungen, welche sich noch öfters wiederholen, jedoch unter so geringen Streckungen, dass die Theilungswände sehr eng beieinander liegen und die Korkzellen ungemein niedrig sind.

Später, wenn sich die äussersten Korkzellen schon abgelöst haben und der Verkorkungsprocess bereits weiter innen gelegene Schichten ergriffen hat, beginnen auch die Zellen des 4–5schichtigen Hypoderms an der Korkbildung zu participiren. Zuvörderst werden nämlich die der äussersten Hypodermlage durch eine Anzahl von Tangentialwänden getheilt, hierauf die Zellen der zweiten u. s. f. bis

zur innersten, unmittelbar an das Pallisadenparenchym angrenzenden Schicht, jede derselben meist nur einmal. — Die Verkorkung scheint die aus der Epidermis und ersten Hypodermschicht entstandenen Korklagen nicht zu überschreiten.

Die zweite Form der Korkwucherungen entsteht zum bei weitem grössten Theile auf der Unterfläche, zuweilen aber auch auf der oberen Seite des Blattes. Dem unbewaffneten Auge erscheinen sie im Jugendzustande als mehr oder weniger hohe, mit der Epidermis gleichfarbige Hügel, auf deren Gipfel später ein gelbes Pünktchen auftritt, welches sich immer weiter ausbreitet und bei fortschreitender Verkorkung seine Jugendfärbung in ein Braun umändert.

Sie entwickeln sich ganz wie bei Camellia axillaris, indem zuerst Tangentialwände in einigen Zellen der ersten subepidermoidalen Lage auftreten und dann die Korkbildung im Bogen nach innen und nach den Seiten fortschreitet.

Gewöhnlich jedoch ist der Entwickelungsgang etwas anders. Allein ich glaube voraus schicken zu müssen, dass die nun zu beschreibenden Korkbildungen ihre Entstehung Mycelfäden, welche von der Epidermis her oft bis tief in das Innere des Blattes eindringen, zu verdanken scheinen. Nicht leicht habe ich einen jugendlichen Zustand, sei es von älteren, schon vergilbten oder auch von noch ganz jungen Blättern, untersucht, ohne auf Mycel zu stossen. Die Wände der Zellen, in welche der Pilz eingedrungen ist, werden gelb, später auch die der angrenzenden Zellen, ohne dass in ihnen Theilungen stattfänden. Vielmehr ist anzunehmen, dass durch Berührung mit dem Mycel die betreffenden Zellen absterben und darauf durch Korkbildung in den benachbarten Zellen von dem noch lebensfähigen Gewebe abgeschlossen werden, womit wohl auch dem Pilze das Weitervordringen verlegt wird. Weil es nun zuvörderst die Epidermiszellen und die der nächst folgenden Schichten sind, welche, vom Mycel durchbohrt, absterben, so findet man die ersten Anfänge der Korkbildung nicht in diesen, den oberflächlichen, sondern in tieferen Schichten, wie der Querschnitt durch einen jugendlichen Zustand zeigt. Denn hier sind die Zellen der vierten und fünften Zellschicht, welche die Gruppe gelbwandiger, vom Mycel angegriffener Zellen auf der Innenseite umgeben, durch schiefe, nach innen convergirende Wände getheilt. Die in Folge der excentrischen Stellung der ersten

Theilungswände entstandenen grösseren Tochterzellen erfahren nun wiederholt Theilungen durch den ersten parallele Korkwände, ebenso die Zellen der nächst inneren Schichten, die seitlich von den ersten gelegenen und endlich auch die angrenzenden der äusseren Zellenlagen. Ausserdem pflanzt sich die Korkwucherung rasch nach den Seiten fort, jedoch nur innerhalb der äusseren Schichten und zwar durch der Blattfläche parallele Korkwände.

Nicht immer ist es eine so kleine Gruppe von Zellen, welche die Veranlassung zur Korkbildung giebt, sondern, sogar in den bei weitem häufigsten Fällen, nehmen dieselben eine viel grössere Fläche ein, oft eine so grosse, dass das Eindringen eines Mycelfadens schwerlich als Ursache ihres Absterbens angesehen werden dürfte. Dabei kann es geschehen, dass dieselben manchmal bis zum Verschwinden des Lumens zusammensinken, wodurch auf der Blattfläche ein seichtes Grübchen hervorgerufen wird. Der Querschnitt durch ein solches lehrt, dass in den nächst inneren Schichten bereits die Korkerzeugung begonnen hat und dass die Theilungswände in den mittleren Zellen tangential, in den zu beiden Seiten gelegenen aber schief in Bezug auf die Blattfläche gerichtet sind. Später werden die äussersten, ungetheilten Schichten, gleichviel, ob sie vorher eingesunken waren oder nicht, in Folge der Streckung, welche jede junge Korkzelle erfährt, als auch, und insbesondere, in Folge der viel beträchtlicheren, nachträglichen Radialstreckung innerhalb der älteren, äusseren Korkzellen emporgedrängt und schliesslich zerrissen. Dass aber wirklich die älteren Korkzellen eine nachträgliche Radialstreckung erleiden, geht hervor erstens aus der Vergleichung einer jüngeren Korkwucherung mit einer älteren, zweitens aus der Vergleichung der neu enstandenen Korkzellen mit den zuerst gebildeten innerhalb einer und derselben Korkwarze.

Ruscus aculeatus.

Die blattartigen Axenorgane dieser Pflanze sind auf beiden Seiten mit Korkwarzen bedeckt, welche äusserlich betrachtet nichts Bemerkenswerthes an sich tragen und, was den Gang ihrer Entwickelung anlangt, genau dem bei Camellia axillaris beschriebenen Typus folgen:

Es theilen sich einige Zellen der ersten subepidermoidalen Lage

durch Tangentialwände nur ein- oder auch mehreremal, worauf die Korkbildung im Bogen nach innen und nach den Seiten fortschreitet. In den äusseren Schichten geht jeder Theilung eine mehr oder weniger starke Streckung in radialer Richtung, durch welche endlich die Epidermis zerrissen wird, voraus.

Der einzige Punkt, in welchem sich Ruscus von Camellia unterscheidet, liegt, abgesehen von Nebensächlichem, darin, dass die Korkbildung sich tiefer ins Innere fortsetzt und sogar bis zur gegenüberliegenden Epidermis gelangen kann, was unmittelbar zur völligen Durchbohrung des Blattes führt, ein Vorgang, der seine Erklärung bei Ilex aquifolia finden soll.

Xanthochymus pictorius.

Ausser dem Blattstiel, der dicht mit quer verlaufenden Korkstreifen bedeckt ist, trägt auch die Lamina Korbildungen, auf der Unterfläche sowohl, als, wenn schon viel spärlicher, auch auf der oberen Seite. Entweder sind es kleine, dunkel- fast schwarzbraune Hügel, welche schon mit blossem Auge an einer kraterähnlichen Vertiefung erkennen lassen, dass in der Epidermis und den folgenden Korklagen Zerreissungen stattgefunden haben. Ihre Entstehung nehmen sie in der äussersten, unmittelbar unter der Epidermis liegenden Zellschicht, indem einige Zellen derselben wiederholt tangential getheilt werden, worauf sie sich in der für Camellia charakteristischen Weise weiter entwickeln. Diese Form ist bei Xanthochymus die seltenere; die andere bedeckt namentlich die Unterfläche in reichlicher Menge, entweder in einzelnen Korkhügeln oder aber, wie bei Aeschynanthus splendens in Form von mehr oder minder ausgebreiteten Platten und entwickelt sich gemäss dem ersten Typus.

Der Ausgangspunkt für die Korkbildung ist die Epidermis und lange Zeit finden die Theilungen, welche in streng centripetaler Ordnung erfolgen, ausschliesslich innerhalb derselben statt. Weil der Theilungsvorgang sich in jeder Zelle mehrmals, in den mittleren, also ältesten des Korkgewebes manchmal öfter als 10 mal wiederholt, die jeder Theilung vorausgehende Streckung aber eine ziemlich geringe ist, entsteht aus jeder Epidermiszelle im Laufe der Zeit eine aus niedrigen Korkzellen radial gerichtete Zellreihe, welche um so

weniger Zellen besitzt, je näher sie dem Rande der Korkwucherung liegt.

Späterhin, wenn in den äussersten Schichten die ersten Zerreissungen eingetreten sind und in Folge dessen der Verkorkungsprocess auch die tieferen Lagen zu erfassen beginnt, schreitet die Korkbildung auch in die Schichten des Mesophylls, zunächst in die erste, unmittelbar auf die Epidermis folgende, dann auch noch in einige der nächst tieferen. Ihre Zellen werden aber nur ein-, höchstens zweimal getheilt und zwar alle, ebenso wie die Zellen der Epidermis, durch mit der Blattfläche parallele Wände.

Anthurium Scherzerianum und longifolium.

Die blassgrüne Unterseite des Blattes von Anthurium Scherzerianum trägt einzelne Korkwucherungen, die sich hügelartig über die Blattfläche erheben, meist klein bleiben und, wenigstens in älteren Zuständen, eine kraterförmige Vertiefung besitzen. Ausser auf der Lamina kommen auch noch auf dem Blattstiel und dem Mittelnerv Korkbildungen vor, welche gleichfalls mit Zerstörung der äusseren Schichten enden.

Auch Poulsen hat Anthurium, wenngleich andere Arten, nämlich Olfersianum und mexicanum, zum Gegenstand eingehenderer Untersuchungen gemacht und gefunden, dass Kork auf dem knieartig gebogenen Gliede des Blattstiels (bisweilen zugleich an dessen Basis) sowohl in der Epidermis als auch in den Zellen darunter gebildet werden kann, übrigens aber die Zellenfolge höchst unregelmässig sei, ja dass die Wände sogar manchmal ganz schief stünden. Da es ausserhalb meiner Aufgabe liegt, der Entwickelung des Blattstielkorkes nachzugehen, kann ich hierüber kein bestimmtes Urtheil äussern, habe aber auch, in Anbetracht dessen, dass ich Poulsen's Angaben bei anderen Pflanzen als durchaus den Thatsachen entsprechend gefunden habe, keinen Grund, die Richtigkeit seiner an Anthurium angestellten Beobachtungen zu bezweifeln. Möglich, dass zur Erklärung aller der auf dem Blattstiel entstandenen Korkwucherungen die Entwickelungsgeschichte der auf den Blattflächen befindlichen einen Beitrag zu liefern vermag, weshalb ich etwas näher darauf eingehe.

Für's erste strecken sich einige, im Querschnitt vielleicht

4—5 Epidermiszellen auf etwa das doppelte ihrer ursprünglichen Höhe, um dann durch eine Tangentialwand halbirt zu werden. Während nun die inneren Tochterzellen eine neue Tangentialtheilung erfahren, werden die benachbarten, im Querschnitte zu beiden Seiten gelegenen Zellen zum ersten mal getheilt. Gewöhnlich schon nach der 2. oder 3. Theilung verkorken die Wände der äussersten Schicht, worauf sofort in den Zellen der ersten Parenchymschicht Tangentialtheilungen auftreten. Nun werden aber auch bereits in den an der Peripherie der Korkwucherung gelegenen, jüngsten Korkzellen die ersten schiefen Wände sichtbar. Indem von jetzt ab auch in den Zellen der 2. Schicht und, bei noch weiterem Fortschritt der Korkwucherung, in denen der nächsten Zellenlagen die schiefen Theilungen zur Regel werden, nimmt das Phellogen bald die Gestalt eines in das Blattinnere hineinragenden Kessels an. Weil später die Korkbildung schneller in die Tiefe als nach den Seiten fortschreitet, werden mit jeder neuen Theilung die Korkwände immer steiler gestellt. In älteren Korkgebilden stehen sie innerhalb der äussersten Zellenlagen geradezu senkrecht, in tieferen Schichten unter einem mehr oder weniger grossen Winkel schief zur Blattfläche und nur in den innersten, zunächst dem Pallisadengewebe gelegenen, jugendlichen Korkzellen werden wirkliche Tangentialwände abgeschnitten.

Abweichungen von diesem, doch gewiss nicht anders als regelmässig zu nennenden Entwickelungsgang finden nur statt, wenn die Korkwucherung bei ihrem Fortschritt in tiefere Schichten zufällig auf einen Fibrovasalstrang stösst. Denn in dem Falle wird das im Querschnitt kreisrunde Gefässbündel allseitig von einer Anzahl concentrischer Korklagen umschlossen und zwar so, dass die um dasselbe herum liegenden Parenchymzellen durch Wände getheilt werden, welche in Bezug auf den kreisförmigen Umfang des Gefässbündelquerschnittes tangential liegen.

Anders verhält sich Anthurium longifolium, welches auf der Unterfläche neben einzelnen, zerstreuten Korkwarzen auch Korkplatten von nicht geringer Ausdehnung trägt.

Die Korkbildung beginnt mit Tangentialtheilungen in der ersten subepidermoidalen Lage des Mesophylls und ist centripetal. Die betreffenden Zellen können eine 6—7malige Theilung und dement-

sprechende Streckung erfahren, ohne dass die Epidermis gesprengt wird; vielmehr werden die mittlerweile schon gelb gefärbten Epidermiszellen und mit ihnen die Zellen der äussersten Korkschicht stark zusammengepresst, oft in dem Masse, dass ihre Wände zusammen eine dicke, gelbe Lamelle bilden, welche sich erst nach Erwärmung in Kalilösung als aus mehreren Schichten zusammengesetzt erkennen lässt. Später wird endlich die Epidermis zerrissen, durch äussere Einflüsse zerstört und schliesslich abgestossen; auf alten Korkplatten ist sie bis auf wenige Fetzen spurlos verschwunden. Wenn in Folge des nun schnell vorschreitenden Verkorkungsprocesses die Korkbildung auch noch in tiefere Schichten übergeht, so trifft dies doch in der Regel nur eine oder die beiden nächsten.

Peperomia obtusifolia und maculosa.

Die Rückseite, selten die obere Fläche der Blätter von P. obtusifolia ist mit dicht neben einander stehenden und auch zerstreuten Korkwucherungen besetzt, die sich anfänglich als mit der Epidermis gleichfarbige Hügel erheben. Im ersteren Falle verschmelzen die ursprünglich getrennten Korkbildungsstätten zu mehr oder weniger ausgedehnten Platten, welche schliesslich eine sehr dunkle Färbung annehmen. Ihre Entwickelung kann auf zweierlei Weise erfolgen, je nach der Zellschicht, in welcher die ersten Theilungen erfolgen.

Auf die Epidermis der unteren Blattfläche folgt nämlich ein meist zwei-, selten nur einschichtiges Gewebe, welches aus, im Querschnitt gesehen, tangential gestreckten Zellen besteht, deren Wände collenchymartig verdickt sind, wodurch sie sich auffällig von den sehr dünnwandigen Elementen des Schwammparenchyms, Pallisadengewebes und oberseitigen Hypoderms unterscheiden. Der Herd der Korkbildung aber kann einmal ausserhalb, das anderemal innerhalb der collenchymartigen Schichten liegen.

Im ersteren, einfacheren Falle ist es also die Epidermis der unteren Blattfläche, welche die ersten und überhaupt fast alle Theilungen erfährt. Die Theilungsfolge ist centripetal, die Korkwände liegen sämmtlich parallel mit der Blattfläche, nur selten schief, und dann nur in Folge davon, dass sich die betreffenden Wände mit der Innenseite an die unmittelbar vorher gebildete Korkwand angelegt haben. Erst ziemlich spät werden auch die Zellen der äussersten

collenchymartigen Schicht nach vorausgegangener Streckung und unter Verdünnung ihrer Wände tangential getheilt, in der Regel aber nur 1—2 mal.

Im zweiten Falle beginnt die Korkproduction in einigen Zellen derjenigen parenchymatischen Schicht, welche unmittelbar auf das collenchymähnliche Gewebe folgt, damit, dass sich dieselben in centripetaler Ordnung wiederholt tangential theilen. Die hieran geknüpfte, jedenfalls nicht geringe Streckung dieser Zellen ist nicht im Stande, die auf ihnen lastende Decke zu sprengen, und selbst das kräftige Wachsthum, welches nun, begleitet von wiederholten Tangentialtheilungen in den Zellen der nächst inneren Schicht stattfindet, kat keine andere Wirkung, als dass die Epidermis mit den collenchymatischen Schichten schwach empor gewölbt, das aus den Zellen der äussersten Parenchymschicht entstandene Korkgewebe derart zusammengepresst wird, dass nur Erwärmung in Kali einigen Aufschluss über seine Construction giebt; diesen Zustand stellt Fig. 6 dar. Endlich wird der Widerstand der oberflächlichen, dickwandigen Schichten doch gebrochen, sie zerreissen und lösen sich samt den äussersten Korkschichten allmählich ab. Schon frühe treten, wie Fig. 6 zeigt, schiefe Theilungswände auf und erzeugen ein im Querschnitt bogen-, in Wirklichkeit aber flach kesselförmiges Phellogen, durch welches die Korkproduction von nun an ungefähr gleichmässig nach allen Seiten fortgepflanzt wird. Gelangt sie dabei, wie dies in der Regel geschieht, bis in die Schichten des Pallisadenparenchyms, so verursacht sie in deren Zellen wieder ein ganz ungemein starkes radiales Wachsthum.

Ausser Peperomia obtusifolia besitzen auch noch andere Arten derselben Gattung Korkwucherungen, von denen ich aber zur Vergleichung nur P. maculosa untersucht habe. Bei ihr beginnt die Korkbildung damit, dass sich einige Epidermiszellen tangential theilen, was jedoch niemals so oft geschieht, wie in den zuerst beschriebenen Korkwarzen von P. obtusifolia. Dafür werden bald die im Querschnitt rundlichen, etwa isodiametrischen, aber auch collenchymatischen Zellen der nächsten Schichten unter Verdünnung ihrer Wände und bedeutender radialer Streckung wiederholt tangen-

tial getheilt, worauf die Korkbildung wie bei der zweiten Form von P. obtusifolia kesselförmig in das dünnwandige Schwammparenchym eindringt.

Eurya latifolia.

Bei keiner mir bekannten Pflanze kommt der Blattkork in so enormer Ausbildung vor, wie bei Eurya latifolia. Die Korkwarzen bedecken die Ober- und Unterseite des Blattes, jene aber in der Regel reichlicher als diese und erreichen oft bei einer Flächenausdehnung von 5, 6 und mehr mm im Durchmesser eine Höhe, welche die Dicke des Blattes um das mehrfache übersteigt. Das ist um so bemerkenswerther, als dieses ganze Gewebe einzig und allein durch Theilungen in der ersten subepidermoidalen Zellschicht erzeugt wird. Diese Lage ist entweder ein aus nicht sehr stark gestreckten Zellen bestehendes Pallisadengewebe oder die äusserste Schicht des Schwammparenchyms, je nachdem die Ober- und Unterseite des Blattes die Trägerin der Korkwucherung ist. Der Entwickelungsgang ist ein sehr einfacher und zwar, die obere Blattfläche als Bildungsstätte angenommen, folgender. Einige Pallisadenzellen werden, nachdem sie sich in radialer Richtung ein wenig gestreckt haben, durch eine Tangentialwand halbirt. Darauf theilt sich, ebenfalls nach vorhergegangener Streckung, die innere Tochterzelle auf's neue. Nach mehrmaliger Wiederholung dieses Processes haben die hierdurch entstandenen radialen Zellreihen bereits eine solche Höhe erlangt, dass die Epidermis ihrem nach aussen wirkenden Druck nicht mehr widerstehen kann und zerreisst.

Mittlerweile hat sich die Korkbildung auch im Umfang fortgepflanzt, d. h. die Pallisadenzellen, welche im Querschnitt gesehen, rechts und links liegen von denjenigen, in welchen die Korkproduction begann, sind durch Tangentialwände getheilt, natürlich aber, weil sie erst später von den Theilungsvorgängen ergriffen worden sind, weniger oft als jene. Beispielsweise zählte ich auf dem Querschnitte einer Korkwucherung etwa mittleren Alters in einer der mittleren radialen Reihen 13 Zellen, während sich an beiden Rändern des Querschnittes welche befanden, die eben die erste Theilung erfahren, und neben diesen solche, welche sich erst gestreckt, noch

nicht aber getheilt hatten. Deshalb liegt über diesen die Epidermis zwar etwas empor gehoben, aber unzerrissen.

Dass die Korkwarzen bei Eurya, wie bereits oben erwähnt, eine so ungewöhnliche Höhe erreichen, hat seinen Grund einerseits darin, dass die tangentialen Theilungen, begleitet von radialen Streckungen, innerhalb der Zellen, welche das Phellogen ausmachen, sehr lange fortdauern und sich öfter wiederholen, als bei irgend einer anderen Pflanze, andererseits aber darin, dass sich die äusseren, bereits gelbwandigen Korkzellen, sobald die Epidermis zerrissen ist, auf das mehrfache ihrer ursprünglichen Höhe ausdehnen. Dieses nachträgliche, radiale Wachsthum wird, während im Phellogen die Korkproduction beständig weitergeht, sobald die äussersten Korkzellen völlig abgestorben sind, in die nächst inneren übertragen, worauf die ersteren zerstört und schliesslich abgestossen werden. Deshalb endet fast jede der radialen Zellreihen, welche das Korkgewebe zusammensetzen, nach aussen mit Fetzen stehen gebliebener Membranen, den Resten zerstörter Korkzellen.

Schliesslich stellt die Phellogenschicht ihre Thätigkeit ein, was daraus hervorgeht, dass in ganz alten Korkwucherungen auch die Membranen der innersten Korkzellen, ja sogar die der darauf folgenden, an der Korkerzeugung ganz unbetheiligt gebliebenen Parenchymzellen und der unterseitigen Epidermis gebräunt sind.

Ausserdem entsteht auf den Blättern von Eurya noch eine zweite, seltnere Form von Korkgebilden, welche mit der ersten nichts gemein hat. Sie erscheinen auf jungen Blättern als kleine gelbe Flecken, welche mit der Zeit an Umfang zunehmen, sich aber kaum merklich über die Blattfläche erheben. Der Querschnitt durch einen solchen zeigt, dass sich die Gelbfärbung in der Regel auf einige Zellen der Epidermis und ersten Parenchymschicht erstreckt und dass diejenigen, welche diese Gruppe umgeben, also auf der Innenseite einige Zellen der zweiten Parenchymschicht und an den Seiten etliche der ersten, getheilt worden sind, jene durch tangentiale, diese durch schiefe Wände. In Folge dessen nimmt das Phellogen bereits sehr früh die bekannte flach-kesselförmige Gestalt an. Daraus schon lässt sich schliessen, dass die Korkbildung nach dem zweiten Typus erfolgt, was denn auch jeder Querschnitt durch einen älteren Zustand bestätigt.

Eucalyptus Gunni und globulus.

Auch Eucalyptus hat Poulsen untersucht, nämlich die Arten megacarpa, obliqua und calophylla, und bezeichnet sie als eine derjenigen Gattungen, welche nicht nur auf dem Blattstiel, sondern auch auf der Lamina kleine Korkpolster entwickele. Die Entwickelungsgeschichte der letzteren behandelt er aber so kurz, dass es nicht überflüssig erscheinen dürfte, ihre Beschaffenheit, ihr Entstehen und Wachsen, so wie ich es an Eucalyptus Gunni und globulus beobachtet, einer eingehenderen Betrachtung zu unterziehen.

Blattstiel, Nerven und Lamina, vornehmlich die Unterfläche, sind mit Korkbildungen wie besäet. Bei der seitlichen Ausbreitung können dieselben, was Poulsen an den von ihm untersuchten Species gleichfalls beobachtet hat, mit einander verschmelzen. Die ersten Theilungswände erscheinen innerhalb der äussersten Parenchymlage in einer Gruppe von vier, fünf oder sechs Zellen im Querschnitte, manchmal aber auch, wie es scheint, gleichzeitig in einer grösseren Anzahl von Zellen, als es bei anderen Pflanzen zu sein pflegt. Das geht daraus hervor, dass im frühesten Stadium eine nicht geringe Reihe von Zellen der ersten subepidermoidalen Schicht ein in allen ungefähr gleich starkes, radiales Wachsthum erfahren aber noch nicht eine einzige dieser Zellen sich getheilt hat. Damit steht ferner die Erscheinung im Einklang, dass die Korkbildung nach den Seiten sehr weit um sich gegriffen hat, während die Zahl der Tangentialtheilungen innerhalb der einzelnen Zellen eine sehr geringe ist und nur in wenigen vier übersteigt. Die Streckungen sind nicht unbeträchtlich; die jeweilige Mutterzelle wird durch die Korkwand halbirt und die dabei entstandene innere Tochterzelle fungirt nun als Mutterzelle; die äusserste Zelle jeder radialen Korkreihe ist die älteste, die innerste die jüngste: mit einem Worte, die Zellenfolge ist rein centripetal. In allen diesen Vorgängen herrscht die grösste Regelmässigkeit und wenn Poulsen klagt, dass es ihm nicht möglich gewesen sei, für die Zellenfolge in noch tieferen Schichten eine Regel zu finden, weil jene offenbar mit grosser Unordnung vor sich gehe, so erklärt sich das wohl daraus, dass die eben geschilderte Weise der Korbbildung gewöhnlich in die andere umschlägt. Nachdem in

der ersten subepidermoidalen Schicht eine Anzahl von Tangentialtheilungen erfolgt sind, werden auch die Zellen der nächst tieferen Schicht mehrfach getheilt. Dasselbe geschieht hierauf in der dritten, vierten und den folgenden Lagen des Mesophylls und kann sich fast bis zur gegenüberliegenden Epidermis fortsetzen. Der Grad der Streckung und die Anzahl der Theilungen innerhalb jeder einzelnen Zelle sind beide gering. Selbstverständlich treten auch schiefe Theilungswände auf, welche mit den übrigen zusammen das kesselförmige Phellogen constituiren. Letzteres ist jedoch äusserst flach. Die tangentialen Korkwände überwiegen bei weitem, alles Umstände, die darauf hindeuten, dass sich die Korkwucherung bereits über eine verhältnissmässig grosse Fläche ausgebreitet hatte, ehe sie überhaupt begann, schiefe Theilungswände zu entwickeln.

Anders bei Eucalyptus globulus, welche auf der Unterseite der Blätter gleichfalls zahlreiche Korkwarzen bildet. Diese bleiben immer klein und unscheinbar und weisen bereits ziemlich frühe die zur Constituirung eines bogenförmigen Phellogens erforderlichen schiefen Theilungswände auf.

Endlich finden sich auf den Blättern von E. Gunni sehr häufig Gebilde, welche wohl kaum Korkwucherungen genannt zu werden verdienen. Sie erheben sich warzen- oder höckerförmig über die Blattfläche, erreichen nicht selten eine Höhe, welche den Dickendurchmesser des Blattes bedeutend übertrifft und werden in der Regel so massenhaft, dicht neben einander entwickelt, dass grosse Theile der unteren Blattseite weisslich glänzend erscheinen, ohne Zweifel in Folge davon, dass die Zellen dieser Höcker, wenigstens die äusseren mit Luft gefüllt sind. Ihr Entwickelungsgang ist folgender: zuvörderst strecken sich kleine Gruppen von Epidermiszellen (vgl. Fig. 7) in radialer Richtung, ohne dass diesem Wachsthum nothwendig eine Theilung folgen müsste. Einige Zellen sind allerdings tangential getheilt, die meisten aber nicht und werden es auch später nicht. Wohl aber setzt sich das radiale Wachsthum noch längere Zeit fort, so dass die betreffenden Zellen schliesslich das vielfache ihrer ursprünglichen Höhe erreichen können, und erfasst zu gleicher Zeit auch die benachbarten Epidermiszellen, wodurch die Wucherung an Umfang zunimmt (vgl. Fig. 8). Das besonders an älteren Zuständen deutliche Bestreben der Zellen, sich möglichst allseitig auszudehnen,

sich abzurunden, führt allerlei Verschiebungen und Unregelmässigkeiten herbei; die geringe Dicke ihrer Membranen befördert den Zerstörungsprocess, und dies ist jedenfalls die Ursache, dass nun in den Zellen der ersten subepidermoidalen (vgl. Fig. 8), aber auch der tieferen Schichten durch wiederholte Tangentialtheilungen ein Korkgewebe erzeugt wird, welches, im Gegensatze zu dem aus der Epidermis hervorgegangenen parenchymatischen Gewebe, die mikrochemischen Reactionen auf Kork zeigt.

Ilex aquifolia.

Viel häufiger als auf dem Blattstiel trägt Ilex aquifolia Korkwucherungen auf der Lamina und zwar sowohl auf der Ober- als auch Unterseite, reichlich an älteren, niemals an jüngeren Blättern; denn die Jugendzustände habe ich im Laufe des Sommers 1876 an den diesjährigen Blättern vergeblich gesucht, bis es mir Mitte August gelang, sie in Form von kleinen, gelben Punkten zu entdecken. Dieselben nehmen bald an Umfang zu und ändern gleichzeitig ihre Färbung in ein dunkles Braun um. Zu merklichen Erhebungen über die Blattfläche bringen sie es nicht, wohl aber führen sie zur völligen Durchbohrung des Blattes. Auf beiden Blattflächen sind diese Durchbohrungen von einem gelbbraunen Saum eingefasst, welcher diejenige Partie des Blattgewebes kennzeichnet, welche verkorkt ist. Demzufolge reicht das Korkgewebe durch die ganze Dicke des Blattes, von der unteren bis zur oberen Fläche und kann, sobald die Durchlöcherung wirklich eingetreten ist, körperlich betrachtet, mit einem Hohlcylinder verglichen werden, der aus concentrischen Schichten von Korkzellen zusammengesetzt ist und dessen Höhe der Dicke des Blattes gleichkommt. Die weiteste unter den concentrischen Schichten dieses Korkgewebes ist das Phellogen, die engste ist die zur Zeit älteste Korkschicht. Die Theilungswände stehen in Bezug zu den Blattflächen radial; denkt man sie sich aber in Beziehung gestellt zu der im Querschnitt kreisförmigen Wundfläche, so liegen sie tangential, und dadurch verliert dieses auf den ersten Blick entgegengesetzte Verhalten sein Befremdendes, noch mehr aber, wenn man die Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde von Stufe zu Stufe verfolgt.

Der Querschnitt durch einen der oben erwähnten, gelben Flecke

lehrt, dass unter der Epidermis eine Gruppe von inhaltsreichen, aber aus ihrem gegenseitigen Verbande gelösten, also offenbar einem Zerstörungsprocesse entgegengehenden Zellen liegt, die umschlossen werden von einem im Querschnitt halbkreisförmigen Korkgewebe (vgl. Fig. 9). Dasselbe ist dadurch entstanden, dass sich die zu innerst, nämlich am Pole der halkugeligen Zellgruppe gelegenen Parenchymzellen durch mit der Blattfläche parallele Wände getheilt haben. Hierauf werden auch die Zellen des Mesophylls getheilt, welche die mehrerwähnte Zellgruppe an den Seiten umgeben, wobei die der inneren Schichten den Anfang machen, bis die Korkproduction allmälig in die erste subepidermoidale Lage gelangt. In jeder Zelle, diese für sich betrachtet, erfolgen die Theilungen centripetal, d. h. die innerste Schicht des Korkgewebes ist das Phellogen. Bestimmt man jedoch die Theilungsfolge in Beziehung auf den idealen Mittelpunkt des halbkugelförmigen Korkgewebes, so muss sie centrifugal genannt werden. Weil die Theilungswände in den äusseren Schichten schief stehen und zwar um so steiler, je näher der Epidermis, in der ersten subepidermoidalen Lage fast rechtwinklig zur Blattfläche, so muss das Phellogen die bekannte Kesselform besitzen.

Hierauf tritt die Korkproduction in die nächst inneren und dann in immer entferntere Schichten über, nach allen Seiten ungefähr gleichmässig fortschreitend, so dass immer die schon anfangs hervortretende Form gewahrt bleibt. Häufig ist allerdings der Fortschritt in der Tiefe, d. h. nach der gegenseitigen Epidermis, der rascheste. Mittlerweile ist die Epidermis sammt den äussersten Korkschichten zerrissen; der Riss setzt sich in immer tiefere Schichten fort und nimmt gleichzeitig an Weite zu. Es dürfte wohl überflüssig sein, hinzuzufügen, dass man sich diesen Riss nicht spaltenförmig, sondern als eine im Querschnitt kreisförmige Vertiefung vorzustellen hat. Um die Wundstelle zu verschliessen, breitet sich die Korkwucherung allseitig aus, indem die Zellen durch Wände getheilt werden, die sich, wie Fig. 10 zeigt, mit der Contour der Vertiefung in Parallelismus befinden, aber nur in den der Oberseite zunächst liegenden Schichten in Bezug zur Blattfläche tangential gerichtet sind. Schliesslich werden auch die Pallisadenzellen tangential getheilt und nach vollständiger Verkorkung ihrer Wände zerstört. Da die letzte, noch übrige Schicht, die oberseitige Epidermis, von der Korkbildung be-

freit bleibt, kann sich dieselbe von nun an nur noch nach den Seiten (im Umfange) fortpflanzen, was in der schematischen Fig. 11 durch die Linie 11 dargestellt wird. In genannter Figur, dem Schema eines Blattquerschnittes mit Korkwucherung von Ilex, soll das schwarze Maschenwerk das Blattgewebe, darin die doppelthohen Felder das Pallisadenparenchym darstellen; unter den rothen Curven ist die Phellogenschicht zu verstehen in Form, Lage und Fortschritt von ihrem ersten Auftreten bis zu der völligen Durchbohrung des Blattes. Die verschiedenen Stadien sind durch die den betreffenden Linien beigegebenen Ziffern angezeigt, nämlich so, dass das jüngste Stadium der niedrigsten, das älteste der höchsten Nummer entspricht. Die Curve 10 stellt das Stadium dar, in welchem das Phellogen bereits bis in die äusserste Pallisadenschicht vorgedrungen ist und im Querschnitt noch eine einzige, zusammenhängende Linie bildet. In 11 haben wir den oben erwähnten Zustand vor uns, in welchem die Korkbildung sich nur noch im Umfang, oder im Querschnitt gesehen, nach den Seiten fortpflanzt. Waren im vorhergehenden Stadium noch tangential zur Oberfläche gerichtete Theilungswände vorhanden, so fehlen sie in diesem bereits, das Phellogen aber, an der oberen Oberfläche unterbrochen, wird durch die beiden rechts und links gelegenen, mit 11 bezeichneten Linien repräsentirt. Letzteres Merkmal, nämlich die Trennung der im Querschnitt linienförmigen Phellogenschicht in 2 Hälften, wovon die eine rechts und die andere links liegt, ist auch den folgenden Stadien eigenthümlich. Der einzige Fortschritt besteht darin, dass die schiefen Theilungswände allmälig verschwinden, um lauter rechtwinklig zur Blattfläche gerichteten Platz zu machen, was in dem durch die Linie 15 dargestellten Stadium bereits erreicht ist. Von jetzt ab treten keinerlei Aenderungen mehr ein, weder in der Richtung der Korkwände, noch in der Lage und dem Fortschritt des Phellogens: die 5 Linien 15 bis 19 sind unter einander parallel.

Körperlich gedacht hat das Phellogen jetzt die Form eines Hohlcylinders angenommen und schreitet unter Beibehaltung dieser Gestalt gleichmässig weiter, indem alle Zellen radial getheilt werden (in Beziehung auf die Blattfläche). Nur die Pallisadenzellen scheinen davon öfters eine Ausnahme zu machen; denn sie werden nicht getheilt, da sie in Grösse und Richt[illegible] it den fertigen Korkzellen

schon übereinstimmen. Wenigstens weist eine Vergleichung des in Korkgewebe verwandelten Pallisadenparenchyms mit entfernt davon liegendem, chlorophyllhaltigem, was Grösse und Form der Zellen anlangt, keinen Unterschied auf; bisweilen werden einzelne derselben durch mit der Blattfläche parallele Wände getheilt. Wenn, wie es sehr häufig geschieht, die Korkbildung zufällig bis zu einem Fibrovasalstrang gelangt, so wird derselbe, wie schon oben bei Anthurium Scherzerianum angegeben wurde, allseitig von einem mehrschichtigen Korkgewebe eingeschlossen. In der geschilderten Weise verläuft der Entwickelungsgang jeder Korkwucherung von Ilex, nur ist das eine mal der Fortschritt nach der entgegengesetzten Blattseite der schnellere, das andere mal der, welcher die Umfangszunahme vermittelt, und es erübrigt nur noch, etwas näher auf die Wachsthums- und Theilungsverhältnisse innerhalb der Zellen des Schwammparenchyms einzugehen. Denn dass in diesen nicht eine einseitig radiäre Streckung angenommen werden darf, geht daraus hervor, dass eine solche nicht ausreichend sein würde, die Verwandlung des an Intercellularräumen sehr reichen Parenchyms in ein dichtes Korkgewebe zu bewerkstelligen.

Um mir über diesen Punkt völlige Klarheit zu verschaffen, untersuchte ich ausser Querschnitten durch Korkwucherungen verschiedensten Alters auch Flächenschnitte (der Schnitt in der Ebene der Blattflächen geführt), unter den Querschnitten solche, welche die Korkwucherung median getroffen hatten und andere, durch welche dieselbe tangential angeschnitten worden war. Dabei bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass Stärke und Richtung des Wachsthums, welchen eine jede Zelle des Schwammparenchyms unterliegt, davon abhängig sind, ob dieselbe an Intercellularräume angrenzt, welche Lage sie zu diesen einnimmt und wie gross letztere sind, oder mit anderen Worten, das Wachsthum erfolgt nicht wie bei den nach dem ersten Typus gebauten Korkwucherungen ausschliesslich nach einer Richtung, sondern jede Zelle wächst, in dem Bestreben, angrenzende Intercellularräume auszufüllen, resp. zu verkleinern, nach den Seiten hin, wo sie solche findet, und kann dies so lange fortsetzen, bis sie auf eine zweite, ihr vielleicht von der anderen Seite her entgegen wachsende Zelle stösst, womit natürlich das Wachsthum in beiden sein Ende erreicht haben würde,

wenigstens das in der bisher verfolgten Richtung. Folglich kann das Wachsthum in ein- und derselben Zelle, sofern es nur der Raum gestattet, vielseitig, manchmal fast allseitig, in anderen Zellen aber auch nur einseitig sein oder nach der einen Seite intensiver als nach der anderen erfolgen; ferner kann die Richtung des intensivsten Wachsthums in benachbarten Zellen sehr verschieden, vielleicht geradezu entgegengesetzt sein, obwohl sich auch in vielen Fällen für grössere Gruppen, ja ganze Regionen von Zellen eine in Beziehung auf einen feststehenden Punkt gemeinschaftliche Richtung des intensivsten Wachsthums nachweisen lässt.

Nimmt man, um einige Details näher zu betrachten, den idealen Mittelpunkt des halbkugelförmigen Phellogens einer jungen Korkwucherung als denjenigen feststehenden Punkt an, auf welchen die Wachsthumsrichtung der Parenchymzellen bezogen wird, so sieht man auf den ersten Blick in Fig. 9, dass sich alle Zellen, die bis jetzt überhaupt an der Korkbildung theilgenommen haben, in Beziehung auf genannten Punkt vornehmlich radial gestreckt haben. Die Streckung erfolgt jedesmal in der vom Centrum entferntesten Tochterzelle. Noch deutlicher tritt dies in Fig. 12, dem Theil eines medianen Querschnittes, hervor: hinter den derzeitigen Phellogenzellen befindet sich ein grosser Intercellularraum (i i), der aber durch das Wachsthum jener Zellen bereits etwas verkleinert worden ist. Vorzüglich hat hierzu die Zelle p'' beigetragen, indem sie sich fast halbkugelig in den freien Raum hinein gewölbt hat. Andere Intercellularräume sind durch das schon ziemlich beendete Wachsthum der Zellen p p' p''' p'''' vollständig oder doch beinahe ausgefüllt worden. Die Richtung des intensivsten Wachsthums aller dieser Zellen bezeichnen die Pfeile, die auf den gedachten Mittelpunkt der Korkwucherung (c) zurückweisen und in Beziehung auf letzteren erscheint das intensivste Wachsthum als radiale Streckung in der Richtung von aussen nach innen (im Gegensatz zu der radiären Streckung, welche in den Korkwucherungen des ersten Typus die herrschende ist, nämlich von innen nach aussen). Dasselbe gilt von allen übrigen, nicht mit gezeichneten Zellen des Phellogens.

In Fig. 13, gleichfalls nur ein Theil eines medianen Querschnittes, haben die jüngsten Korkzellen p—p' offenbar auch von aussen nach innen eine radiäre Streckung erfahren, ihr Wachsthum

aber bereits beendet. Die Zelle p'' dagegen hat sich eben erst durch eine schiefe Wand getheilt, worauf jede der hierdurch entstandenen Tochterzellen für sich eine radiäre Streckung beginnen kann. An Stelle der bisherigen Phellogenzellen theilen sich nun die Zellen, welche unmittelbar hinter jenen liegen und vorläufig ein mehr oder weniger allseitiges Wachsthum erfahren haben.

Müssten nun auch die oben angeführten Beispiele zur Erhärtung obiger Behauptung, dass nämlich ganze Regionen von Zellen eine in Beziehung auf einen gewissen Punkt gemeinschaftliche Richtung des intensivsten Wachsthums besitzen, bereits genügen, so dürfte es doch andererseits nicht ohne Interesse sein, das gleiche Verhalten der Zellen an ausgewachsenen Korkwucherungen kennen zu lernen. Zu diesem Zwecke verweise ich auf Fig. 14, in welcher ein Theil eines Querschnittes von einer ihrer Form nach bereits hohlcylindrisch gewordenen Korkwucherung abgebildet ist. Jede der mit p bezeichneten Zellen hat durch unter einander parallele Wände schon eine Anzahl von Korkzellen erzeugt, und wenn man die dadurch entstandenen Zellreihen betrachtet, springt sofort in die Augen, dass das Wachsthum ein vorwiegend einseitiges war und zwar in der durch die Pfeile bezeichneten Richtung erfolgte. Einige der Phellogenzellen haben sich bereits wieder so stark gestreckt, dass in ihnen eine neue Theilungswand auftreten könnte, andere haben mit der nächst jüngeren Zelle etwa gleiche Grösse, woraus sich wohl mit Recht schliessen lässt, dass in ihnen eben erst eine Theilung beendigt worden ist. Andererseits haben einige derselben durch ihr Wachsthum die hinter ihnen liegenden Intercellularräume gänzlich ausgefüllt, andere noch nicht. Jene werden deshalb ihr Wachsthum in der bisher verfolgten Richtung einstellen, während, wie die Zelle r zeigt, ein nach einer anderen Seite gerichtetes noch nachträglich eintreten kann. In den anderen Phellogenzellen des Querschnittes, die nicht mitgezeichnet sind, ist die Richtung des intensivsten Wachsthums dieselbe, ausgenommen in denen, welche in dieser Richtung an andere Zellen anstossen. Ausgeschlossen sind natürlich die Zellen des Palissadenparenchyms und ferner die Zellen derjenigen Schichten, welche der Epidermis der Unterseite zunächst liegen, weil hier die Intercellularräume kleiner und an Zahl geringer sind, als in dem eigentlichen Schwammparenchym, Voraussetzungen, unter welchen es

unmöglich ist, dass grössere Gruppen von Zellen eine gemeinschaftliche Wachsthumsrichtung annehmen.

Fig. 15 ist ein Theil eines Flächenschnittes durch eine alte Korkwucherung, welche, vollständig gedacht, einen aus mehreren sich concentrisch umgebenden Korkschichten zusammengesetzten Kreis darstellen würde. Unter diesen kreisförmigen Korkschichten besteht die engste aus den ältesten Korkzellen, die weiteste ist das Phellogen (p . . . . p'). Die Zellen desselben haben sich vorwiegend nach einer Richtung verlängert, nämlich in der durch die Pfeile angegebenen. Dafür spricht nicht allein der regelmässige Bau des Korkgewebes, indem sich noch von vielen Phellogenzellen nachweisen lässt, welche älteren Korkzellen durch Theilung aus ihnen entstanden sind, sondern auch die constante Vorwölbung der Phellogenzellen nach ein und derselben Seite in die Intercellularräume hinein. Der Punkt, auf den sich hier die Richtung des intensivsten Wachsthums zurückführen lässt, ist kein anderer, als das Centrum des Kreises, welchen das ganze Korkgewebe, im Flächenschnitt gesehen, bildet, und in Beziehung auf denselben ist diese Richtung in allen Zellen radiär, die Theilungen aber erfolgen tangential.

Bringt man beide, die Wachsthumsrichtung, wie sie auf Flächenschnitten hervortritt und die, welche die Zellen im Querschnitt haben, untereinander in Beziehung, so ergiebt sich, dass sich für eine ausgewachsene Korkwucherung eine gerade Linie aufstellen lässt, bezüglich welcher alle Phellogenzellen eine gemeinsame Wachsthumsrichtung besitzen. Diese Linie ist die Axe des Hohlcylinders, mit welchem die ausgewachsene Korkwucherung schon mehrfach verglichen wurde; die Korkbildung ist in Hinsicht auf dieselbe centrifugal.

Für das allseitige Wachsthum der Zellen lassen sich, weil es viel mehr von Zufälligkeiten abhängig ist, kaum allgemeinere Gesetze auffinden, ausser dem oben erwähnten, dass es durch die Lage der Zellen zu Intercellularräumen bedingt werde. Deshalb will ich, da überdies bereits oben gelegentlich darauf hingewiesen wurde und einige Beispiele hervorgehoben worden sind, unterlassen, näher hierauf einzugehen. Höchstens wäre noch erwähnenswerth, dass solche Zellen häufig durch Wände getheilt werden, welche schief oder senk-

[illegible] Korkwänden stehen, so dass aus [illegible] entstehen.

[illegible] sind jedoch diese die Tangential- [illegible] Radiärtheilungen bei Zamia, zu welcher [illegible] mit ihr die Reihe der Gymnospermen zu [illegible]

Zamia integrifolia.

[illegible] Fiedern von Zamia integrifolia zerreissen oft der Länge nach, manchmal von der Spitze bis zur Basis der Fieder, oft auch nur bis zur Mitte der Blattfläche oder nicht einmal so weit, stets aber innerhalb einer Riefe, zwischen zwei Fiedernerven. Beide Theile der Fieder sind längs der Rissstelle auf der Ober-, wie auf der Unterfläche von einem braunen Saume eingefasst. Da, wo der Riss aufhört (falls derselbe nämlich nicht bis zur Blattbasis reicht), setzt sich in derselben Riefe ein brauner Streifen noch weiter nach der Blattbasis hin fort, offenbar eine Verlängerung der beiden braunen Säume an den Seiten des Längsrisses. Während diese aber auf beiden Blattflächen sichtbar sind, verschwindet jener bald auf der oberen und verläuft dann nur noch eine Strecke weit auf der unteren. Ausserdem findet man auch inmitten der Blattfläche lange Korkstreifen, die auf kurze Strecken hin aufgerissen sind, sich aber nach der Spitze und nach der Basis der Fieder unzerrissen fortsetzen. Endlich kommen auf der Unterseite der Fieder noch ganz kurze, nur wenige Millimeter lange Korkstreifen vor, welche noch keine Zerreissung aufweisen und ohne Zweifel die jugendlichen Zustände von anderen, die länger sind und auf der unteren Seite schon einen feinen Riss besitzen, darstellen. Aus diesen wieder entwickeln sich die oben beschriebenen, noch längeren, bei denen die Fieder bereits durch ihre ganze Dicke zerrissen ist. Folgt schon daraus, dass die Korkbildung der Rissbildung vorausgeht, dass demnach der Kork nicht, wie der sogenannte Wundkork, einen vorher entstandenen Riss zuheilt, sondern dass er es ist, welcher das spätere Zerreissen vermittelt oder erleichtert, so liefert das Mikroskop den augenscheinlichsten Beweis, insofern nämlich, als Querschnitte durch jugendliche Zustände bei schon vorhandener Korkbildung innerhalb der äusseren Parenchymschichten über diesen die unzerrissene Epidermis zeigen.

Die Korkbildung beginnt in einigen Zellen der ersten subepidermoidalen Schicht des Parenchymgewebes (vgl. Fig. 16) und schreitet von da in die nächst inneren Schichten, von diesen immer weiter bis in die Zellen des Pallisadenparenchyms fort. Ausserdem pflanzt sich die Korkbildung auch noch in Richtung des Längsdurchmessers der Fieder fort und zwar in dieser Richtung am bedeutendsten, selbst viel stärker als in der des Breitendurchmessers. Denn lange Zeit breitet sie sich nur innerhalb der Riefe aus, in der sie begann, um erst später auch die benachbarten, nämlich die rechte und linke Riefe zu ergreifen, wobei natürlich die beiden Gefässbündel, welche das parenchymatische Gewebe der drei Riefen von einander trennen, von Korkgewebe umschlossen werden. Hierauf erfolgt bald die völlige Zerreissung des Blattes im Längsverlauf der Riefe, innerhalb welcher die Korkproduction ihren Anfang nahm, indem die Epidermis der unteren und oberen Blattseite zerstört wird. Jene wird jedoch schon ziemlich frühe durch Streckung der Zellen des jugendlichen Korkgewebes gesprengt, diese zerreisst sehr spät. Zur Veranschaulichung der Form und des allmählichen Fortschreitens der Phellogenschicht kann das für Ilex aquifolia construirte Schema (vgl. Fig. 11) dienen; anfänglich hat das Phellogen eine, im Querschnitt gesehen, flach bogenförmige Gestalt und ist schliesslich in zwei gerade Linien, welche senkrecht zu den Blattflächen stehen, getrennt.

In Anbetracht dessen, dass, wie bei Ilex, an Stelle des von grossen Intercellularräumen durchsetzten Diachyms der Fiedern ein fast lückenloses Korkgewebe tritt, dass aber das sogenannte Querparenchym von Zamia[1]) ganz anders gebaut ist, als das Schwammparenchym von Ilex, in Anbetracht dessen, sage ich, müssen die Wachsthums- und Theilungsvorgänge innerhalb der Zellen dieses Gewebes, soviel sie auch mit den bei Ilex herrschenden Uebereinstimmendes darbieten, andererseits so viele Eigenthümlichkeiten aufweisen, dass es nicht ungerechtfertigt erscheinen dürfte, hierbei etwas länger zu verweilen.

Die ersten Theilungen erfolgen, wie bereits gesagt, in einigen Zellen der Parenchymschicht, welche unmittelbar auf die Epidermis

1) Gr. Kraus, Ueber den Bau der Cycadeenfiedern in Pringsheim's Jahrbüchern f. w. B. Bd. IV.

der Unterseite folgt, durch Wände parallel mit der Blattfläche, worauf die Zellen der nächst inneren Schichten in gleicher Weise getheilt werden. Wie aber Fig. 16 zeigt, treten jetzt auch schon schiefe Theilungswände auf, welche mit jenen zusammen die im Querschnitt bogenförmige Phellogenschicht bilden (vgl. Fig. 17). Weil aber die genannten Schichten von kleineren Intercellularräumen unterbrochen werden, als das weiter einwärts gelegene typische Querparenchym, überdies aus kleineren, d. h. in Richtung der Blattbreite kürzeren Zellen zusammengesetzt sind, so kann es selbstverständlich hier leichter zu einem dichten, intercellularraumfreien Korkgewebe kommen. Jede Zelle wird etwa dreimal, zuweilen auch noch öfter getheilt; die diesen Theilungen vorausgehende Radiärstreckung von innen nach aussen ist nicht unbedeutend. Beiläufig sei bemerkt, dass, wenn die Ausdrücke tangential und radiär gebraucht werden, dies geschieht mit Bezug auf den Kreisbogen, welchen das Phellogen im Querschnitt bildet, oder was dasselbe ist, mit Beziehung auf das Centrum dieses Kreisbogens.

Der Fortschritt der Korkbildung in die inneren Schichten kann auf zweierlei Weise erfolgen, je nachdem die bis jetzt entstandenen Phellogenzellen innen an einen der grossen Intercellularräume oder an eine Querparenchymplatte, welche gleich jenen quer von einem Nerven bis zum andern verläuft, angrenzen. In ersterem Falle strecken sich, wie Fig. 18 und noch deutlicher Fig. 19 zeigt, die betreffenden Zellen (p, p') vorwiegend in radialer Richtung von aussen nach innen, um, nachdem sie eine gewisse Länge erreicht haben, durch eine Tangentialwand halbirt zu werden, worauf die durch diesen Theilungsprocess entstandenen innersten Tochterzellen denselben Vorgang wiederholen. Es ist dies also derselbe Wachsthumsvorgang, den wir schon bei Ilex kennen gelernt und des Näheren erörtert haben, dass nämlich grössere oder kleinere Gruppen von Zellen eine in Beziehung auf einen angenommenen Punkt gemeinschaftliche Richtung des intensivsten Wachsthums besitzen. Zu demselben Resultate führt die Betrachtung von Längsschnitten, wie Fig. 20, in welcher nur ein Theil eines solchen abgebildet ist.

Ausserdem dehnen sich dieselben Zellen aber auch in Richtung der Längsaxe der Fieder aus (vgl. Fig. 20, die Zellen p' p'') und nicht minder in Richtung der Blattbreite (vgl. Fig. 18, die Zellen p, p'),

worauf solche Zellen häufig durch radiäre oder in Beziehung auf die Korkwände schief gestellte Wände getheilt werden (vgl. Fig. 20 p'' und Fig. 18 p'): Jede dieser Tochterzellen fungirt nun als selbstständige Phellogenzelle.

Im zweiten Falle, wenn nämlich die äusseren, dichteren Schichten innen mit Querparenchymplatten in Verbindung stehen, wird die Korkbildung, sobald sie in jenen beendet ist, in diese übertragen, und das führt uns auf die damit zusammenhängenden Wachsthums- und Theilungserscheinungen innerhalb der tieferen Querparenchymzellen. Bei der ungemeinen Länge, welche dieselben auszeichnet, eignen sie sich, so wie sie sind, nicht wohl zur Korkbildung, sofern diese auf Tangentialtheilungen beruht, und daraus erklärt es sich, dass man auf Querschnitten durch jugendliche Korkwucherungen die Zellen des Querparenchyms durch Wände getheilt findet, welche radiär gestellt sind, also in Beziehung auf die Blattfläche senkrecht stehen und mit der Längsaxe der Fieder parallel verlaufen. So zeigt Fig. 21 einige solcher Zellen, bis zu denen die Korkwucherung eben vorgedrungen war (vgl. auch Fig. 22 und 23). Nicht selten jedoch stehen die Wände auch schief und legen sich in diesem Falle gewöhnlich mit der inneren Seite an eine schon vorher entstandene radiäre Theilungswand an (vgl. Fig. 24). Hierdurch zerfallen die ursprünglich sehr langen Querparenchymzellen in eine Anzahl kürzerer Zellen, von denen jede einzelne für sich fähig ist, sich von nun an tangential zu theilen (vgl. Fig. 21 und 24) und zu wachsen, letzteres vornehmlich in der Richtung der Fiederlänge. Dafür liefern Längsschnitte durch junge Korkwucherungen den unwiderleglichsten Beweis (vgl. Fig. 20, die Zellen r, r' und Fig. 25 p). Ferner geht aus diesen Schnitten hervor, dass in Zellen, die sich vorwiegend in Richtung des Längsdurchmessers ausgedehnt haben, auch radiäre Theilungen vorkommen können und zwar durch Wände, welche senkrecht zu den eigentlichen Korkwänden gestellt sind und mit dem Breitendurchmesser der Fieder parallel verlaufen, (vgl. Fig. 20 r' und Fig. 25 p'). Selbstverständlich entstehen durch jede derartige Theilung aus einer Mutterzelle zwei Tochterzellen, die nun als Phellogenzellen fungiren, d. h. sich tangential theilen können.

Aus alledem folgt, dass die Zellen des Querparenchms, abgesehen von den schiefen Theilungen, durch zweierlei, in Beziehung

zu einander rechtwinklige Radiärwände getheilt werden können, die einen verlaufen parallel mit dem Längsdurchmesser, die anderen mit dem Breitendurchmesser der Fieder, und dass alle diese Theilungen dazu beitragen, aus den langen Querparenchymzellen kleinere entstehen zu lassen, von denen nun jede einzelne selbstständig durch Tangentialtheilungen Korkzellen erzeugen kann.

Irrthümlich wäre es aber, zu meinen, dass die beschriebenen Theilungen und Wachsthumserscheinungen in streng gesetzmässiger Ordnung einander folgten, oder dass sie sämtlich an jeder Zelle ohne Ausnahme in Erscheinung träten; vielmehr lässt sich für sie kaum ein anderes Gesetz aufstellen, als das, dass den Theilungen stets das Wachsthum der Zelle vorausgeht, den tangentialen Theilungen eine radiäre Streckung, den beiderlei radiären Theilungsweisen eine umgekehrt gerichtete tangentiale Streckung. Freilich sind dann nur die einfachsten Verhältnisse in's Auge gefasst, alle abweichenden aber, wie schiefe Theilungen u. s. w. ausser Acht gelassen. Jedenfalls aber müssen all' die erwähnten Vorgänge zusammengenommen ausreichend sein, zu erklären, dass und wie aus dem ursprünglich höchst lückenreichen Querparenchym ein dichtes, fast interstitienfreies Korkgewebe entstehen könne.

Ausser dem den Theilungen vorausgehenden Wachsthum findet auch in den bereits fertigen Korkzellen noch eine radiäre Streckung statt, nicht eher aber, als bis die Epidermis der unteren Blattseite zerrissen ist, was gewöhnlich erst erfolgt, wenn die Korkproduction bis in innere Schichten vorgedrungen ist. Dann beginnen nämlich die Zellen der äussersten Korkschichten, welche unmittelbar unter der Rissstelle liegen, sich radial nach aussen zu strecken und, wenn es der Raum gestattet, auch nach den Seiten oder im Umfange zu wachsen, so dass die betreffenden Zellen papillenartig anschwellen. Aber selbst, wenn dies unterbleibt, so wölbt sich doch ausnahmslos die äusserste Wand jeder in Streckung begriffenen Zelle convex nach aussen. Ja, man findet dieselbe Erscheinung auch an den Korkzellen der zweiten, dritten und selbst vierten Schicht, dass nämlich immer diejenige von ihren Wänden, welche der Rissstelle zugekehrt ist, mehr oder weniger stark convex nach aussen gebogen ist, um so geringer, einer je tieferen Schicht die betreffende Zelle angehört. Die Streckung kann bis zum vielfachen der ursprünglichen Höhe der

Korkzellen steigen. Zur Bestätigung des über die nachträgliche Streckung Gesagten möge Fig. 26 dienen, in welcher einige Korkzellenreihen aus einem Querschnitt dargestellt sind. Später werden die äussersten, in Folge der starken radiären Streckung sehr dünnwandig gewordenen Zellen zerstört und lösen sich von den nächst inneren ab, worauf diese das gleiche Schicksal erleiden u. s. w.

Mittlerweile haben auch die Zellen des Pallisadengewebes angefangen, Kork zu produciren, was hier sehr einfach geschieht. Die Zellen werden durch eine Tangentialwand halbirt; darauf streckt sich die jedesmalige, der oberen Epidermis zunächst liegende Tochterzelle in radialer Richtung, um von neuem getheilt zu werden. In Folge davon entsteht schliesslich aus jeder Pallisadenzelle eine aus Korkzellen zusammengesetzte Zellreihe, die vielmal grösser ist, als die ursprüngliche Mutterzelle.

Da das, was wir bei Ilex aquifolia und Zamia integrifolia über die Wachsthums- und Theilungsverhältnisse der sich in Korkgewebe umwandelnden Parenchymzellen kennen gelernt haben, auch von den Korkwucherungen aller übrigen Blätter gilt, gleichviel ob damit eine völlige Durchbohrung und Zerreissung des Blattes verbunden ist oder nicht, so ist damit das Zustandekommen und die Entwickelung der nach dem zweiten Typus gebauten Korkbildungen erklärt.

Dammara robusta.

Auf älteren Blättern ist die Unterfläche, aber in noch weit höherem Masse die Oberfläche mit Korkwucherungen bedeckt, welche in der Regel klein und niedrig bleiben. Im Jugendzustande erscheinen sie als rothe Flecke auf der grünen Blattfläche, erheben sich später hügelartig und färben sich mit der Zeit braun. Zuletzt finden in der Epidermis und den nächstfolgenden Korkschichten Aufreissungen statt.

Unter den von ihm untersuchten Pflanzen bespricht Poulsen zuletzt Dammara australis und Brownii, ist jedoch zu andern Resultaten gekommen, als ich sie gefunden habe. Doch muss ich, ehe ich auf die Darlegung derselben eingehe, einige Bemerkungen über den Bau des Blattes machen. Es liegt bei Dammara robusta unter der Epidermis beider Seiten ein meist ein-, nur stellenweis

zweischichtiges Hypoderm, das aus sehr lang gestreckten, meist bastartig verdickten Zellen besteht. Dasselbe bildet aber nicht eine über die ganze Blattfläche continuirlich ausgebreitete Schicht, sondern ist hier und da durch bis zur Epidermis vorspringende Parenchymzellen unterbrochen und dadurch in einzelne, mehr oder weniger breite, in der Längsrichtung des Blattes verlaufende Streifen gesondert, wobei sich aber Ober- und Unterseite verschieden verhalten. Auf dieser sind die einzelnen Streifen schmal und, im Quer- oder Flächenschnitt gesehen, aus nur wenigen, nebeneinanderliegenden Zellen zusammengesetzt; die Parenchympartien dagegen, welche bis zur Epidermis reichen, sind breiter und bestehen demgemäss aus einer grösseren Anzahl von Zellen. Auf der Oberseite ist das Verhältniss gerade umgekehrt; die Hypodermstreifen sind breit und bestehen aus vielen nebeneinandergereihten Elementen, die vorspringenden Parenchymstreifen sind schmal; manchmal trennt, im Querschnitt gesehen, nur eine einzige Pallisadenzelle mehrere breite Gruppen von Hypodermzellen.

Die dritte Schicht wird auf der Oberseite von Pallisadenzellen eingenommen (vgl. Thomas, Anat. der Coniferen-Blätter in Pringsheim's Jahrb. Bd. IV. St. 36) und diese sind bei Dammara der Herd der Korkproduction, nie aber solche Pallisadenzellen, welche, zwei Hypodermzellgruppen trennend, bis zur Epidermis reichen. Vielmehr finden nach meinen Beobachtungen die Tangentialtheilungen immer zuerst in solchen Pallisadenzellen statt, welche innerhalb einer Gruppe dickwandiger Zellen liegen (vgl. Fig. 27). Gleichzeitig können aber auch, wie dieselbe Figur zeigt, schon von Anfang an dünnwandige Hypodermzellen, welche zerstreut zwischen den bastartig verdickten liegen, an der Korkbildung theilnehmen, obwohl das ein seltener Fall ist. Später dagegen, wenn die Korkbildung sich seitlich ausbreitet, werden sie häufiger von derselben ergriffen; sie strecken sich in radialer Richtung und werden wiederholt durch Tangentialwände halbirt (vgl. Fig. 28). Liegen innerhalb dieser dünnwandigen Hypodermzellen (aa' in Fig. 28) zufällig noch einige stark verdickte (d, d), so entwickelt sich ausserhalb der letzteren ein mehrschichtiges Korkgewebe. Wenn ferner solche in Streckung und Theilung begriffene dünnwandige Hypodermzellen, wie die Zelle a'' in Fig. 28 weiter nach dem Rande der Korkwucherung hin an eine

Epidermiszelle stösst, so kann auch letztere anfangen, sich zu strecken und tangential zu theilen, mit einem Worte, an der Korkproduction theilzunehmen, später auch die folgenden Epidermiszellen (e, c). Demzufolge zeigen die dickwandigen Hypodermzellen oft auf einem und demselben Schnitte hinsichtlich ihrer Lage zum Korkgewebe an verschiedenen Stellen ein gerade entgegengesetztes Verhalten; in der Mitte, also da, wo die Korkbildung ihren Anfang nahm, liegen die Hypodermzellen ausserhalb des Korkgewebes, an den seitlichen Rändern der Korkwucherung dagegen innerhalb desselben, oder, wenn sich mittlerweile auch die nach innen gelegenen Parenchymzellen getheilt hätten, allseitig von Korkzellen umschlossen. Niemals jedoch, ich hebe das ausdrücklich hervor, beginnt bei Dammara robusta die Korkbildung in der Epidermis (im Gegensatz zu Dammara australis und Brownii, nach Poulsen), niemals auch in solchen dünnwandigen Hypodermzellen, welche ausserhalb stark verdickter liegen, sondern in den Zellen des Pallisadengewebes oder, in selteneren Fällen, in dünnwandigen Elementen des Hypoderms, welche innen an Parenchymzellen stossen. Sie und ebenso die Epidermiszellen, welche später etwa an der Korkerzeugung theilnehmen, strecken sich in radialer Richtung und werden nach jeder Streckung durch eine Tangentialwand halbirt. In den schon an sich in radialer Richtung lang gestreckten Zellen des Pallisadengewebes ist es häufig anders; viele derselben werden nämlich durch eine excentrisch stehende Wand in der Weise getheilt, dass die äussere Tochterzelle kleiner, oft um das vielfache kleiner ist als die innere, worauf diese, die als Phellogenzelle anzusehen ist, wieder durch eine excentrische Wand getheilt wird, ebenso wie die vorige Mutterzelle. Jeder Theilung geht ein, wenn auch geringes, radiäres Wachsthum voraus, welches aber, da sich die Theilungen in jeder Zelle sehr oft wiederholen, trotzdem genügend ist, die Epidermis samt dem Hypoderm zu sprengen. Die Zellen tieferer Schichten werden niemals so oft und immer unter Halbirung ihres Volumens getheilt. Dasselbe gilt auch von den Korkwucherungen der unteren Blattfläche, welche sich überdies von denen der Oberseite noch dadurch unterscheiden, dass sie sich von solchen Parenchymzellen aus entwickeln, die, bis an die Epidermis reichend, zwei Hypodermstreifen trennen. Schliesslich

sei noch erwähnt, dass, sobald die Epidermis gesprengt ist, die äusseren Korkzellen eine nachträgliche, oft ziemlich hochgradige, radiale Streckung erfahren.

Araucaria Cunninghami.

Die Korkbildungen von Araucaria Cunninghami treten erst an älteren, vorjährigen Sprossen auf und zwar sehr häufig als niedrige Hügelchen in Reihen angeordnet, welche von der Spitze der Nadel nach deren Basis verlaufen, entsprechend der reihenförmigen Anordnung der Stomata; letztere stehen nach Thomas (l. c. p. 41) „in vier Streifen auf den vier Flächen". Wenn die Korkbildungsstätten dicht genug bei einander entstanden sind, so kann es geschehen, dass sie, indem sie sich nach oben und unten ausdehnen, zu einer längeren Korkleiste verschmelzen, welche nur an einzelnen Punkten durch mehr erhöhte Stellen ausgezeichnet ist. Nicht immer jedoch liegen die Korkwärzchen in den Spaltöffnungsreihen, sondern manchmal auch auf der Kante des Blattes und breiten sich dann entweder nach beiden Seiten gürtelförmig aus, oder auch nach oben und unten, d. h. nach der Basis und Spitze des Blattes, zu einer den Spaltöffnungsreihen parallelen, linienförmigen Korkleiste.

Auch bei Araucaria Bidwilli kommen, wenn auch seltener, solche von unten nach oben verlaufende, durch Verschmelzung entstandene Korkleisten vor, und auch die einzelnen Korkpolster haben mit denen von Araucaria Cunninghami das gemein, dass sie in der Regel etwas gestreckt sind in der Richtung von der Blattbasis nach der Blattspitze, also einen nicht kreisrunden, sondern elliptischen Umfang haben.

Die Blätter von Araucaria Cunninghami besitzen unter der dickwandigen Epidermis ein meist nur einschichtiges Hypoderm, welches unter den Spaltöffnungsreihen, auf jeder der vier Blattseiten gewöhnlich mehreremal unterbrochen ist, entweder durch einige mässig dickwandige Zellen, welche auch noch zum Hypoderm gerechnet werden müssen, oder auch durch bis zur Epidermis vorspringende pallisadenähnliche Zellen, letzteres regelmässig in der unmittelbaren Umgebung der Athemhöhle. Die nächste (dritte) Schicht ist bei Schnitten aus der mittleren Höhe des Blattes ein dem Pallisaden-

parenchym anderer Blätter analoges Gewebe, das aus nur einer Schicht senkrecht zur Blattfläche gestellter Zellen besteht (vgl. Thomas, l. c. pag. 41). Darauf endlich folgt, den übrigen Raum des Blattes einnehmend, ein lockeres, zerstreute Idioblasten führendes Parenchym mit dem centralen Fibrovasalstrang und Harzgang.

Die ersten Tangentialtheilungen treten constant in den Zellen auf, welche die aus bastartig verdickten Elementen bestehende Hypodermschicht unterbrechen, also entweder in weniger dickwandigen Hypodermzellen oder aber in den pallisadenähnlichen Zellen, vielleicht auch in beiden zugleich. Die Theilungen erfolgen in centrifugaler Ordnung, d. h. in jeder radialen Korkzellenreihe ist die innerste Zelle die jüngste, die Phellogenzelle. Jede Zelle wird durch die theilende Tangentialwand halbirt; nur ausnahmsweise werden Pallisadenzellen anfänglich durch excentrisch stehende Wände getheilt. Die jedesmalige Streckung ist nicht gerade bedeutend, da sich aber, ähnlich wie bei Dammara, die Theilungen innerhalb jeder Zelle, zumal in den pallisadenähnlichen Zellen, ungemein oft wiederholen, so entstehen schliesslich aus ihnen manchmal enorm lange, aus niedrigen Korkzellen zusammengesetzte, radiäre Zellreihen. Später, wenn die Epidermis zerrissen ist, kann die Korkbildung auch in eine oder zwei der nächst inneren Schichten übertreten und geht in denselben genau so vor sich, wie in den äusseren Schichten, nur mit dem Unterschiede, dass ihre Zellen lange nicht so oft getheilt werden wie jene. Sämtliche Korkwände liegen untereinander und mit der Blattfläche parallel.

Dass bei der seitlichen Ausbreitung der Korkwucherung auch Epidermiszellen, welche an Kork erzeugende Hypodermzellen angrenzen, in die Korkbildung hereingezogen werden, ist bei Araucaria Cunninghami eine sehr gewöhnliche, jedenfalls viel verbreitetere Erscheinung als bei Dammara (s. o.). Denn selten wird man einen Querschnitt durch eine ältere Korkwucherung machen, ohne an deren Rändern die dickwandigen Hypodermzellen innerhalb eines mehrschichtigen Korkgewebes zu finden, während sie in der Mitte ausserhalb desselben liegen.

Sciadopitys verticillata

trägt nach meinen Untersuchungen nur auf älteren Blättern und auch auf diesen sehr wenige Korkwarzen, welche übrigens an den verschiedensten Stellen des Blattes auftreten können, ausgenommen in der Rinne, welche die Spaltöffnungen enthält.

Unter der Epidermis liegt auch bei Sciadopitys verticillata eine Hypodermschicht, die aus bastartig verdickten Zellen besteht; selten werden die letzteren von einzelnen mässig dickwandigen Zellen unterbrochen; in der Rinne, welche die Spaltöffnungen trägt, habe ich bloss dünnwandige Hypodermzellen gesehen. Unmittelbar unter den Spaltöffnungen ist die übrigens continuirliche Schicht derselben behufs Bildung der Athemhöhle gänzlich abgebrochen. Unter dem Hypoderm liegt auf der Oberseite charakterisches Pallisadengewebe, auf der Unterseite lockeres Parenchym.

Die Korkwucherungen nehmen ihren Urspung stets in der zweiten subepidermoidalen Schicht, sei diese nun Pallisaden- oder Schwammparenchym, indem einige Zellen derselben durch eine Tangentialwand halbirt oder auch excentrisch getheilt werden; die dadurch entstandenen inneren Tochterzellen strecken sich nun in radialer Richtung und werden tangential getheilt, worauf derselbe Process gewöhnlich noch so oft wiederholt wird, dass, wie bei Dammara und Araucaria, jede in Theilung begriffene Zelle schliesslich zu einer ungemein langen, aus vielen niedrigen Korkzellen zusammengesetzten Zellreihe werden kann. Die unmittelbare Folge ist die Sprengung der Epidermis und des Hypoderms; die äusseren Korkzellen, nun von dem bisher auf ihnen lastenden Druck der genannten Schichten befreit, erfahren ein nachträgliches, vorwiegend radiäres und oft so hochgradiges Wachsthum, dass sie das vielfache ihrer ursprünglichen Höhe erreichen, und werden dann völlig zerstört.

Zugleich mit diesen Vorgängen, dem der nachträglichen Streckung und dem der Zerstörung, schreitet die Neubildung des Korkes von aussen nach innen in immer tiefere Schichten und zwar, im Querschnitt gesehen, bogenförmig fort: die Phellogenschicht hat die Gestalt eines tief in das Blattinnere hineinragenden Kessels. Zuweilen, jedoch viel seltener als bei Araucaria, werden späterhin

auch noch dünnwandige Hypoderm- und selbst Epidermiszellen in die Korkbildung hereingezogen, wodurch (an den Rändern älterer Korkwucherungen) ausserhalb der dickwandigen Hypodermzellen ein Korkgewebe entsteht. Die Seltenheit dieses Vorkommens bei Sciadopitys kann nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, dass das Hypoderm eine fast ununterbrochene Schicht stark verdickter Zellen darstellt, die Korkbildung aber offenbar nur da aus der Pallisaden-, resp. ersten Parenchymschicht, in die Epidermis eindringen kann, wo beide durch eine verhältnissmässig dünnwandige, noch theilungsfähige Hypodermzelle mit einander in Verbindung stehen.

Cryptomeria japonica.

Aeltere Blätter von Cryptomeria japonica besitzen bisweilen Korkwarzen, welche aber niemals eine beträchtliche Grösse erreichen und sich vorwiegend auf den Seiten des im Querschnitt rhomboedrischen Blattes, seltener auf den Kanten vorfinden; im letzteren Falle erstrecken sie sich, wie bei Araucaria Cunninghami, gewöhnlich querzonenartig nach beiden benachbarten Seiten.

Das Hypoderm ist fast durchweg einschichtig; unter den grösstentheils sehr dickwandigen Zellen desselben liegen auch einzelne dünnwandige, welche häufig grösser sind als jene und dann nur theilweis in der Hypodermschicht stecken, während sie mit dem andern Theil in das Pallisadengewebe hineinragen. An den vier Seiten ist es ohne Ausnahme auf grössere Strecken hin unterbrochen, meist durch Zellen des Pallisadenparenchyms, die also hier bis zu der Epidermis reichen würden, oder auch, aber seltener, durch mässig verdickte Hypodermzellen. An diesen Stellen befinden sich die, wie bei Araucaria in Reihen geordneten Spaltöffnungen.[1])

In der Regel beginnen die Korkwucherungen mit Tangentialtheilungen in einigen Pallisadenzellen, also in der ersten, subepidermoidalen Schicht, wenn sie auf einer Seite des Blattes entstehen, in der zweiten, wenn sie sich an der Kante entwickeln. Bereits sehr früh treten auch schiefe Theilungswände auf, durch welche, in Verbindung mit jenen, eine flach kesselförmige Phellogenschicht erzeugt wird. Fast ausnahmslos werden die Korkmutterzellen, gleichviel

1) Vergl. Thomas, l. c. pag. 41.

welchen Grades, durch jede Wand halbirt, obschon auch Fälle vorkommen, in denen man mit Sicherheit eine excentrische Theilung nachweisen kann. Von den dadurch entstehenden beiden Tochterzellen ist die innere grösser als die äussere und fungirt nun als Phellogenzelle. Die Zahl der Theilungen, welche jede Zelle erfährt, ist, wie die damit verknüpfte radiäre Streckung, gering und überschreitet wohl nie vier bis fünf. Unmittelbar darauf setzt sich die Korkbildung in die seitlich benachbarten Zellen und die der nächst tieferen Schicht, immer im Anschluss an die, wie oben erwähnt, schon im jugendlichsten Stadium kesselförmige Gestalt der Phellogenschicht fort und geht da in gleicher Weise vor sich wie in der ersten Schicht. Die bei Dammara und Sciadopitys, namentlich aber bei Araucaria so häufige Erscheinung, dass späterhin auch Zellen solcher Schichten an der Korkproduction theilnehmen, welche ausserhalb derjenigen liegen, in welcher sie begann, habe ich bei Cryptomeria niemals beobachtet, auch nicht an älteren Zuständen solcher Korkwucherungen, welche an den Kanten, also innerhalb des Hypoderms entstanden waren. Nach Zerreissung der Epidermis werden auch bei Cryptomeria die äusseren und, allmählich fortschreitend, immer tiefer gelegene von einem nachträglichen Wachsthum erfasst.

An den Blättern von Cryptomeria elegans habe ich trotz anhaltenden Suchens keine Korkwucherungen entdecken können. Betreffs ihres Baues möge nur noch erwähnt werden, dass sie ausser dem wesentlichen auch die beiden accessorischen Harzgänge haben. Jener liegt unter dem Gefässbündel, diese zu beiden Seiten, fast in den Kanten des Blattes und der Unterfläche sehr genähert, eine Anordnung, mit welcher die in den Blättern von Sequoia sempervirens häufig genau übereinstimmt, während bei Cryptomeria japonica (vgl. Thomas, l. c. pag. 54) die accessorischen Harzgänge ganz fehlen, oder doch nur in den Cotyledonen und ersten Laubblättern vorhanden sind, an älteren Blättern aber bloss im Blattkissen auftreten können.

Sequoia sempervirens.

Die Blätter dieser Conifere sind breit, flach, entwickeln deutlich eine obere und untere Blattfläche und haben demgemäss nur auf der Unterfläche Spaltöffnungen. Auf die oberseitige Epidermis (resp. Hypodermschicht) folgt in einer oder zwei Lagen charakteristisches Pallisadenparenchym: der übrige Raum des Blattinnern wird von einem lockeren, an Intercellularräumen sehr reichen, dem Querparenchym anderer Coniferen entsprechenden Gewebe eingenommen. Die Hypodermschicht verhält sich sehr wechselnd; im allgemeinen bildet sie auf der oberen Seite eine continuirliche Lage von stark verdickten Zellen, welche nur dann und wann mit einzelnen dünnwandigen abwechseln; von den Kanten des Blattes aus setzt sie sich auch noch auf die Unterseite fort, gewöhnlich bis zu den accessorischen Harzgängen, zumal, wenn letztere, wie es sehr häufig der Fall ist, sehr nahe an die untere Fläche herantreten, worauf sie von bis zur Epidermis vorspringenden Parenchymzellen unterbrochen wird. Erst in der Mittellinie des Blattes, da, wo der Hauptharzgang sich der Unterseite desselben nähert, tritt die Schicht stark verdickter Zellen wieder auf. In den Unterbrechungsstellen liegen die Spaltöffnungen; nicht selten trifft man auch in ihnen mehr oder weniger breite Hypodermstreifen, die aber wohl ohne Ausnahme aus dünnerwandigen Elementen zusammengesetzt sind. Auffälliger Weise entbehren manche Blätter sogar auf der Oberseite der Hypodermzellen gänzlich und dann nicht minder auf der Unterfläche; dessen ungeachtet bestehen die anderen Unterschiede zwischen der oberen und unteren Blattfläche fort.

Die Korkwucherungen sind auf den Blättern von Sequoia sempervirens eine viel allgemeinere Erscheinung als bei Cryptomeria; vornehmlich sind es ältere Blätter, die sich dadurch auszeichnen. Sie entwickeln sich in der Regel auf der Unterfläche, viel seltener auf der oberen, erstrecken sich zuweilen über die ganze Breite des Blattes, die Mehrzahl aber nimmt nur eine der beiden, rechts oder links vom Mittelnerven liegenden Blatthälften ein. In letzterem Falle stehen manchmal mehrere dicht hintereinander und können dann, wie es schon bei einigen Gymnospermen geschildert wurde, zu einer mehr oder minder langen, von der Basis nach der Blattspitze verlaufenden Korkleiste verschmelzen.

In einem anderen Falle, der seiner Merkwürdigkeit wegen verdient, erwähnt zu werden, war ein kleines Korkgewebe aus den Epithelzellen eines accessorischen Harzganges entstanden. Letztere nähern sich der Unterseite des Blattes oft so sehr, dass das Epithel aussen an einige Epidermiszellen anstösst, oder anders gesagt, dass letztere mit an der Bildung der im Querschnitt kreisförmigen Zellschicht theilnehmen, welche, aus dickwandigen Zellen zusammengesetzt, das Epithel allseitig umgiebt. Um nun auf unser Korkgebilde zurückzukommen, so sind offenbar die Zellen, welche dasselbe concentrisch umschliessen, abgesehen von kleinen, durch das wachsende Korkgewebe hervorgebrachten Verschiebungen, noch sämtlich in ihrer ursprünglichen Beschaffenheit; keine ist gewachsen, keine getheilt worden, nur die Epidermis ist an einer Stelle zerrissen. Das Innere des Harzganges ist vollständig von einem charakteristischen Korkgewebe erfüllt, welches durch vorwiegend radiales Wachsthum und tangentiale Theilungen innerhalb der Epithelzellen entstanden ist. Die Lage und Anordnung der Korkwände scheint mir dafür zu sprechen, dass sich besonders diejenigen Zellen an der Korkbildung betheiligt haben, welche sich an der Innenseite des Harzganges, gegenüber der Rissstelle befinden, vielleicht jedoch in gleichem Masse die an der Aussenseite, unmittelbar unter dem Riss gelegenen, während die, welche, im Querschnitte gesehen, die rechte und linke Seite des Harzganges einnehmen, ein höchst geringes Wachsthum und meist nur eine Theilung erfahren haben. Allerdings kann ich das nicht mit unzweifelhafter Gewissheit behaupten, einmal, weil ich ausser der einen niemals wieder eine Korkwucherung innerhalb eines Harzganges gefunden habe, das anderemal, weil die wenigen Schnitte, die ich bei der Präparation desselben gewonnen habe, mit Ausnahme eines einzigen, zur chemischen Untersuchung verwendet worden sind, um die Identität dieses Gewebes mit echtem Korkgewebe auch auf diesem Wege nachzuweisen. Ueber den weiteren Verlauf habe ich aus dem zuerst angeführten Grunde noch viel weniger irgend etwas feststellen können. Dessenungeachtet behält diese an einem so ungewöhnlichen Orte entstandene Korkbildung ihren vollen Werth, insofern sie zeigt, wie leicht ein ziemlich grosser Intercellularraum von den angrenzenden Zellen ausgefüllt werden kann, sobald die-

selben nur von den zu ihrer Umwandlung in Korkgewebe erforderlichen Wachthums- und Theilungsvorgängen erfasst werden.

Die bei weitem grösste Zahl der Korkwucherungen von **Sequoia sempervirens** entsteht jedoch in ganz anderer Weise, einige so, dass sich zunächst einige dünnwandige Hypodermzellen von der Unterseite des Blattes wiederholt tangential theilen; die jedesmalige Phellogenzelle wird durch ihre Theilungswand halbirt. Die radiale Streckung ist, gleich der Anzahl der nach und nach gebildeten Korkwände, nicht unbeträchtlich und dauert auch noch fort, nachdem die Epidermis bereits zerrissen ist. Eine ebenso häufige Erscheinung ist die, dass die Korkbildung in Parenchymzellen, welche bis an die Epidermis reichen, also die erste subepidermoidale Schicht bilden, beginnt; übrigens aber stimmt diese Form in ihrer weiteren Entwickelung mit der vorigen genau überein.

Ausserdem finden sich Korkwucherungen noch auf den Blättern folgender Pflanzen:

Clivia Gardeni Hook. und **Cl. nobilis** Lindl. **Dichorisandra oxypetala**, **Pandanus reflexus** nach dem zweiten Typus: **Lomatophyllum borbonicum** W. J. Bourb: die Korkproduction beginnt in der ersten subepidermoidalen Schicht und schreitet durch Vermittelung eines kesselformigen Phellogens nach innen: dasselbe gilt von **Aeschynanthus zebrinus** v. Htte. (**marmoratus** Morr. und **Hoya variegata**. Ebenso erfolgt bei **Hakea** [illegible] das Blattinnere [illegible] gende Korkbildung nach dem zweiten Typus [illegible] **Hakea** [illegible] genzellen [illegible] **cho**[illegible] **Mim**[illegible] **B**[illegible]
[illegible]

Billbergia iriaefolia, Gardenia Stanleyana, Columnea chloreana, Alocasa odora, Thea viridis, Podocarpus Thunbergia, P. Koraiana und Photinia serrulata besitzen gleichfalls ein bei manchen tief, bei andern flach kesselförmiges Phellogen im Gegensatze zu Viburnum Tinus, bei welcher die in der ersten subepidermoidalen Lage beginnende Korkwucherung nach der ersten Form entsteht. Die Korkbildungen von Capparis frondosa, ebenfalls in der ersten subepidermoidalen Lage beginnend, zeichnen sich dadurch vor vielen anderen aus, dass sie einzelne oder gruppenweis vereinigte, dickwandige und von Porenkanälen durchsetzte Zellen umschliessen, welche gleichzeitig und in gleichem Masse mit den dünnwandigen, korkbildenden Parenchymzellen in radialer Richtung wachsen, allein ohne irgend eine Theilung zu erleiden.

Aphelandra Leopoldi trägt auf der Unterseite korkwarzenähnliche Gebilde von nicht unbeträchtlicher Flächenausbreitung; die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass hier eine Gruppe von Zellen der Epidermis und der nächst inneren Schicht gebräunt und abgestorben, darauf aber von einem ganz flach gewölbten Korkgewebe eingeschlossen worden ist, einem Korkgewebe, das meist nur wenige Lagen zählt.

Dracaena angustifolia und andere Species derselben Gattung haben auf ihren Blattflächen sehr zahlreiche Auftreibungen, welche ihr Dasein aber nicht einer Erzeugung von Kork, sondern dem Umstande verdanken, dass sich Zellen aus einer der mittleren Lagen bedeutend radial strecken, nicht aber tangential getheilt werden, sondern schon frühzeitig ihre Membranen bräunen. Ebensowenig sind die kleinen Hügelchen auf der Unterseite der Blätter von Cassine Maurocenia wirkliche Korkbildungen, sondern entstehen auf die Art, dass sich Zellen der ersten subepidermoidalen Zellschicht auf das 4, 5 bis 6fache ihrer ursprünglichen Höhe strecken, aber nur einzelne derselben ein-, höchstens zweimal tangential getheilt werden. Ganz ähnlich verhalten sich endlich einige Arten der Gattung Acacia, z. B. A. semperflorens. Die Zellen des auf der Ober-, wie auch Unterseite des Blattes befindlichen, je zweischichtigen Pallisadengewebes strecken sich auf das doppelte bis drei- oder noch mehrfache ihrer normalen Höhe, was unmittelbar zur Sprengung der Epidermis führt. Damit hat es in vielen Fällen

sein Bewenden; mitunter erleidet aber der obere Theil der äussersten, bereits gestreckten Pallisadenschicht noch eine Reihe von Tangentialtheilungen, welche jedoch excentrisch erfolgen und ein Gewebe erzeugen, dessen Zellen nicht die dem Korkgewebe zukommende tafelartige Form besitzen, sondern eine mehr oder weniger abgerundete annehmen.

Wenn ich hiermit die specielle Betrachtung der Korkwucherungen einzelner, bestimmter Pflanzen abbreche, so geschieht das, nicht als ob die Anzahl derjenigen, welche die Erscheinung des Blattkorkes aufweisen, bereits erschöpft wäre, in der Erwartung, dass die ausgewählten Beispiele zureichend gewesen sind, von dem Bau, der Entstehung und Entwickelung der Korkwarzen ein anschauliches Bild zu geben, und weil die Untersuchung weiterer Pflanzen voraussichtlich keine wesentlich neuen Resultate ergeben würde. Deshalb will ich mich sogleich zur Schlussbetrachtung, einer Zusammenfassung der Ergebnisse vorliegender Arbeit wenden.

Locale Korkwucherungen kommen bei Gymnospermen, Monocotyledonen und Dicotyledonen vor, sowohl auf der Oberseite, als auch auf der Unterseite der Blätter, oft auf beiden zugleich, manchmal auch nur auf der Unterseite, niemals allein auf der oberen Fläche. Nach äusserer Form und Grösse sind dieselben sehr verschieden; meist sind es kleine Hügel, oft auch Korkplatten und Korkstreifen von nicht unbeträchtlicher Flächenausbreitung, die ihre Entstehung einer seitlichen Verschmelzung ursprünglich getrennten Korkbildungsstätten verdanken (nicht so bei Zamia); bisweilen führen die Korkwucherungen, wie bei Ilex, Zamia, Ruscus u. a. zur gänzlichen Durchbohrung der Blätter.

Die Schicht, in welcher die Korkbildung zuerst auftritt, ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Pflanzen die erste subepidermoidale Zellschicht, seltener die Epidermis, noch seltener eine der tieferen (etwa die zweite, dritte oder vierte subepidermoidale) Zellenlage. Selten, vielleicht nie, beschränkt sich die Korkbildung auf die Schicht, in welcher sie begann, meist geht sie später noch in andere über, entweder in tiefere, oder auch in der Oberfläche näher liegende. Die Zellenfolge ist, soweit meine Beobachtungen reichen, stets rein centripetal, d. h. die je äussere Tochterzelle verbleibt als permanente

Gewebszelle, während sich die innere weiter theilt. Damit steht keineswegs in Widerspruch, dass ich bei Ilex aquifolia die Zellenfolge centrifugal genannt habe, weil ich dieselbe hier auf einen angenommenen, centralen Punkt (resp. Linie) bezogen wissen wollte, während die Centripetalität wieder hervortritt, sobald man die Zellenfolge in Beziehung zur Oberfläche oder dem Innern des Blattes setzt. Nicht immer wird die jeweilige Mutterzelle durch die neu auftretende Wand halbirt, sondern manchmal werden Zellen, besonders solche, die schon von Anfang an vorwiegend in radiärer, d. h. zu den Korkwänden senkrecht stehender Richtung gestreckt sind, durch excentrisch stehende Wände in zwei ungleich grosse Zellen getheilt, von denen die innerste die grössere ist, nun als Phellogenzelle fungirt und noch wiederholentlich durch excentrische Korkwände getheilt werden kann.

Nach dem Entwickelungsgang und der schliesslichen Ausbildung lassen sich zwei, wenn auch nicht scharf getrennte, sondern durch Uebergänge vermittelte Formen, man kann sagen Typen, aufstellen. Einmal nämlich hat das Korkgewebe im Ganzen betrachtet die Form eines über die Blattfläche emporragenden Hügels; in demselben sind alle Korkwände untereinander parallel und mit Bezug auf die Blattfläche tangential gerichtet; die Zellen sind in sehr regelmässige, radiäre Reihen angeordnet; das ganze Gewebe wird durch das Wachsthum und die Theilungen innerhalb einer einzigen Schicht gebildet; und wenn auch später noch in einer oder zwei der nächst tieferen Zellenlagen tangentiale Theilungen auftreten, so gehen dieselben samt den daran geknüpften Wachsthumserscheinungen, doch so unregelmässig vor sich, dass das hieraus hervorgegangene Gewebe öfters durchaus nicht den regelmässigen Bau zeigt, welcher für echtes Korkgewebe charakteristisch ist. — Die Korkgebilde der zweiten Form springen weniger über die Blattfläche hervor, als vielmehr in das Blattinnere ein; sie nehmen gleich jenen ihre Entstehung in wenigen Zellen einer der äusseren Schichten; jede einzelne Zelle wird in der Regel nicht so oft getheilt, wie im ersten Fall; aus den oberflächlichen Schichten schreitet die Korkbildung Schritt für Schritt in immer tiefere, wobei sich aber diese ganz so verhalten, wie jene; das Phellogen kann, was seine Form betrifft, verglichen werden mit einer Kugelschale oder einem mehr oder weniger flachen Kessel; die

Korkzellen sind auch zu längeren Zellreihen angeordnet: letztere stehen aber nicht radial zur Blattfläche, sondern zu dem Centrum des halbkugelförmigen Phellogens: in demselben Sinne liegen alle Korkwände tangential, in Beziehung zur Blattfläche jedoch die meisten schief.

In dem intercellularraumreichen Blattparenchym kann die Korkproduction nur unter der Bedingung von statten gehen, dass die Zellen desselben ein vorbereitendes (allseitiges oder vorwiegend einseitiges) Wachsthum erfahren, welches den Zweck hat, die grossen Intercellularräume auszufüllen: stets stehen mit diesen Wachsthumserscheinungen radiäre Theilungen nach verschiedenen Richtungen des Raumes, oft auch schiefe, in Zusammenhang. Nach Sprengung der Epidermis erfahren die Korkzellen, da sie nun nicht mehr einem von aussen her wirkenden Drucke ausgesetzt sind, sehr oft noch eine nachträgliche Streckung, zuerst die äussersten, dann, in centripetaler Folge fortschreitend, auch die tiefer gelegenen. — Wenn Zellen mit etwas dickeren Wänden durch wiederholte Theilungen in Korkzellenreihen umgewandelt werden, so verlieren die Zellwände ihre ursprüngliche Dicke. — Bei der seitlichen Ausbreitung der Korkwucherung können auch Schichten von derselben ergriffen werden, welche ausserhalb derjenigen liegen, die den Ausgangspunkt für die Korkbildung bildete. Endlich verdient es noch einer besonderen Hervorhebung, dass Species ein und derselben Gattung durchaus nicht immer das gleiche Verhalten zeigen, was den Ursprung und die Entwickelung ihrer Blattkorkbildungen anlangt, ja, dass nicht selten auf einem und demselben Blatte Korkwucherungen vorkommen, die in verschiedenen Schichten entstanden sind und einen anderen Entwickelungsgang genommen haben, ein Umstand, der um so mehr Beachtung verdient, als Sanio für den Stengelkork nachgewiesen hat, „dass der Sitz der Korkbildung für jede Species, ja man kann sagen Gattung, constant ist."

Beendigt im September 1876.

Erklärung der Figuren. Tafel VII—X.

Fig. 1. Aeschynanthus splendens. Querschnitt. Erstes Stadium.

Fig. 2. Aeschynanthus splendens. Querschnitt einer fast ausgewachsenen Korkwucherung.

Fig. 3—5. Camellia axillaris. Verschiedene Entwickelungsstufen.

Fig. 6. Peperomia obtusifolia. Querschnitt durch eine jugendliche Korkwucherung der zweiten Form.

Fig. 7 und 8. Eucalyptus Gunnii. Querschnitte durch verschiedene Entwickelungsstufen korkwarzenähnlicher Gebilde.

Fig. 9 und 10. Ilex aquifolia. Querschnitte durch Korkwucherungen im ersten und mittleren Stadium, und zwar Fig. 9 von einer, welche auf der Unterseite, Fig. 10 von einer, welche auf der Oberseite des Blattes entstanden war.

Fig. 11. Ilex aquifolia. Schematische Darstellung der Phellogenschicht vom ersten bis zum letzten Stadium, wie sie im Querschnitt erscheinen würde; zugleich giltig für alle Korkwucherungen, welche die völlige Durchlöcherung des Blattes herbeiführen.

e o = Epidermis der Oberseite,
p = Pallisadenparenchym,
s p = Schwammparenchym,
e u = Epidermis der Unterseite.

Fig. 12 und 13. Ilex aquifolia. Theile von Querschnitten durch junge Korkwucherungen; p...p derzeitige Phellogenzellen, i...i Intercellularräume.

Fig. 14. Ilex aquifolia. Theil eines Querschnittes durch eine ausgewachsene Korkwucherung; p...p, i...i wie oben.

Fig. 15. Ilex aquifolia. Theil eines Flächenschnittes durch eine ausgewachsene Korkwucherung; p...p, i...i wie oben.

Fig. 16 bis 18. Zamia integrifolia. Querschnitte. Zwei jugendliche und ein vorgeschritteneres Stadium, p...p Phellogenzellen.

Fig. 19. Zamia integrifolia. Einige Zellen von einem Querschnitt durch eine junge Korkwucherung, p...p wie oben.

Fig. 20. Zamia integrifolia. Theil eines Längsschnittes durch eine jugendliche Korkwucherung; p...p, i...i wie oben.

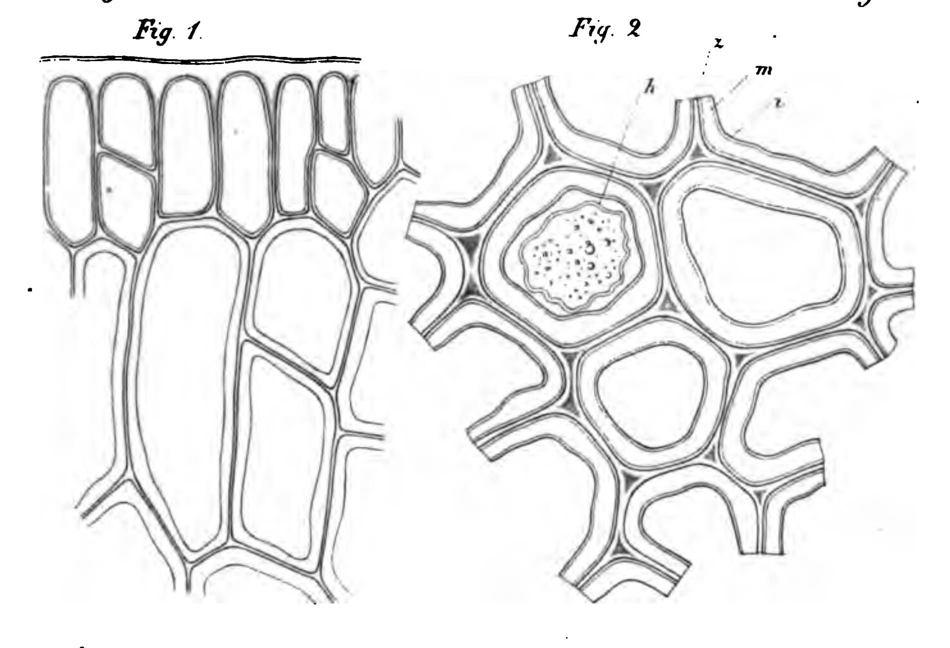
Fig. 21 bis 24. Zamia integrifolia. Einige Zellen des Querparenchyms, bis zu welchen die Korkbildung vorgeschritten ist; von Querschnitten jugendlichen und mittleren Alters; die punktirten Curven geben die ungefähre Grösse und Form der ganzen Korkwucherung und damit die Lage der gezeichneten Zellen in jener an.

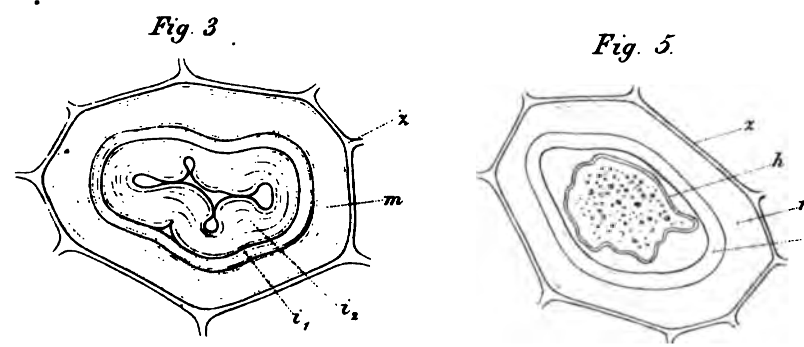
Fig. 25. Zamia integrifolia. Theil eines Längsschnittes durch eine junge Korkwucherung.

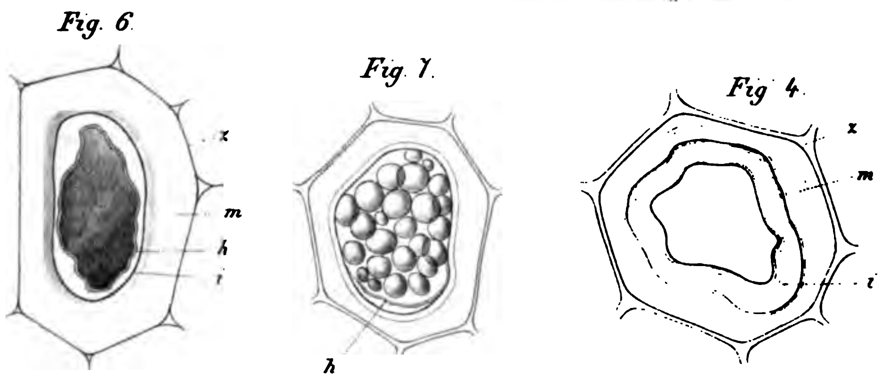
Fig. 26. Zamia integrifolia. Einige der äusseren Zellen aus einer Korkwucherung mittleren Alters nach Zerberstung der Epidermis; Querschnitt; a...a die äussersten ältesten Korkzellen.

Fig. 27 und 28. Dammara robusta Querschnitte. Verschiedene Entwickelungsstufen.

Sämtliche Figuren wurden genau mit Hilfe eines Zeichenprismas gezeichnet; die Vergrösserungen sind auf den Tafeln angegeben.

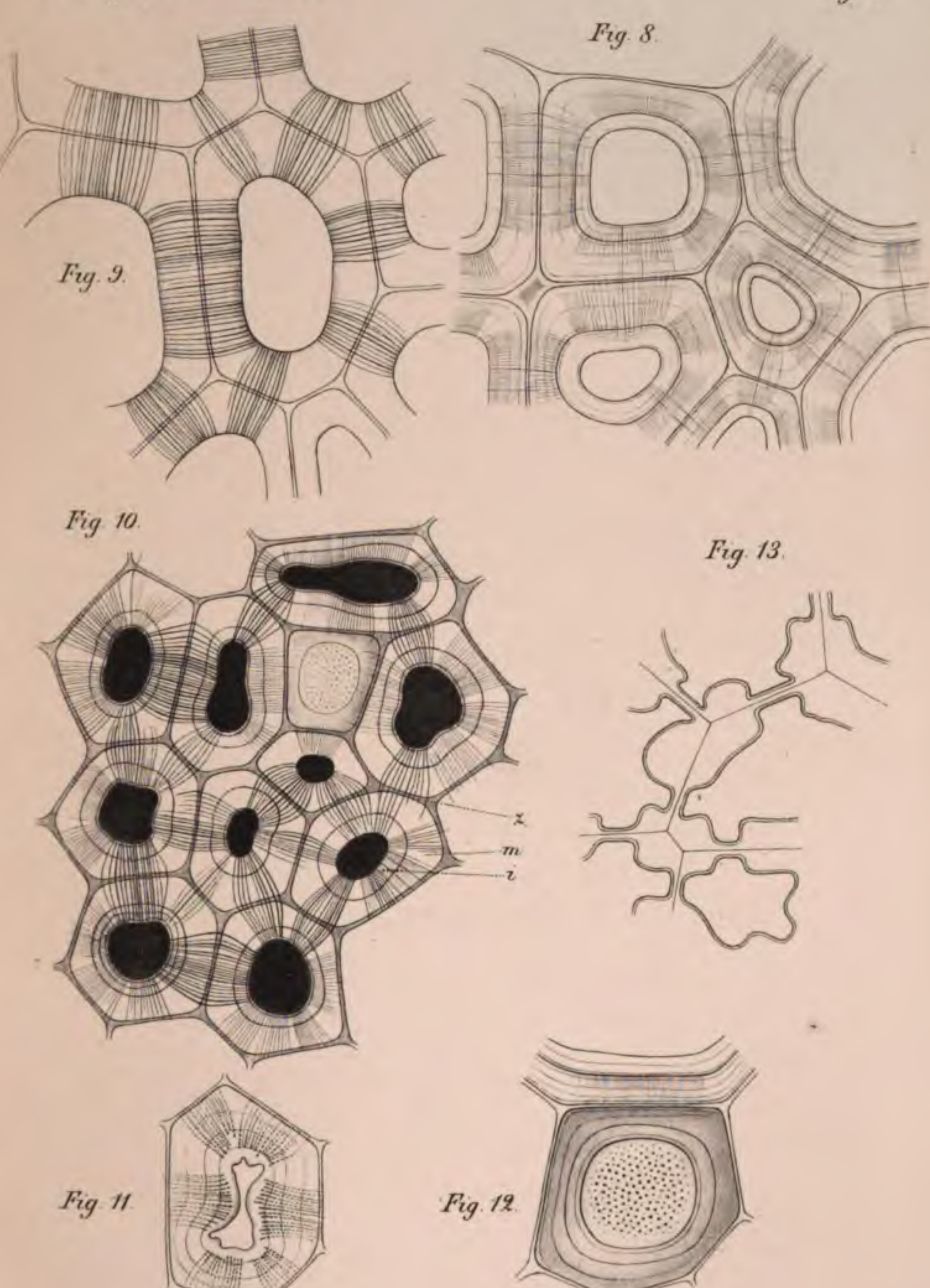






Ed Tangl del. Lith. von Laue

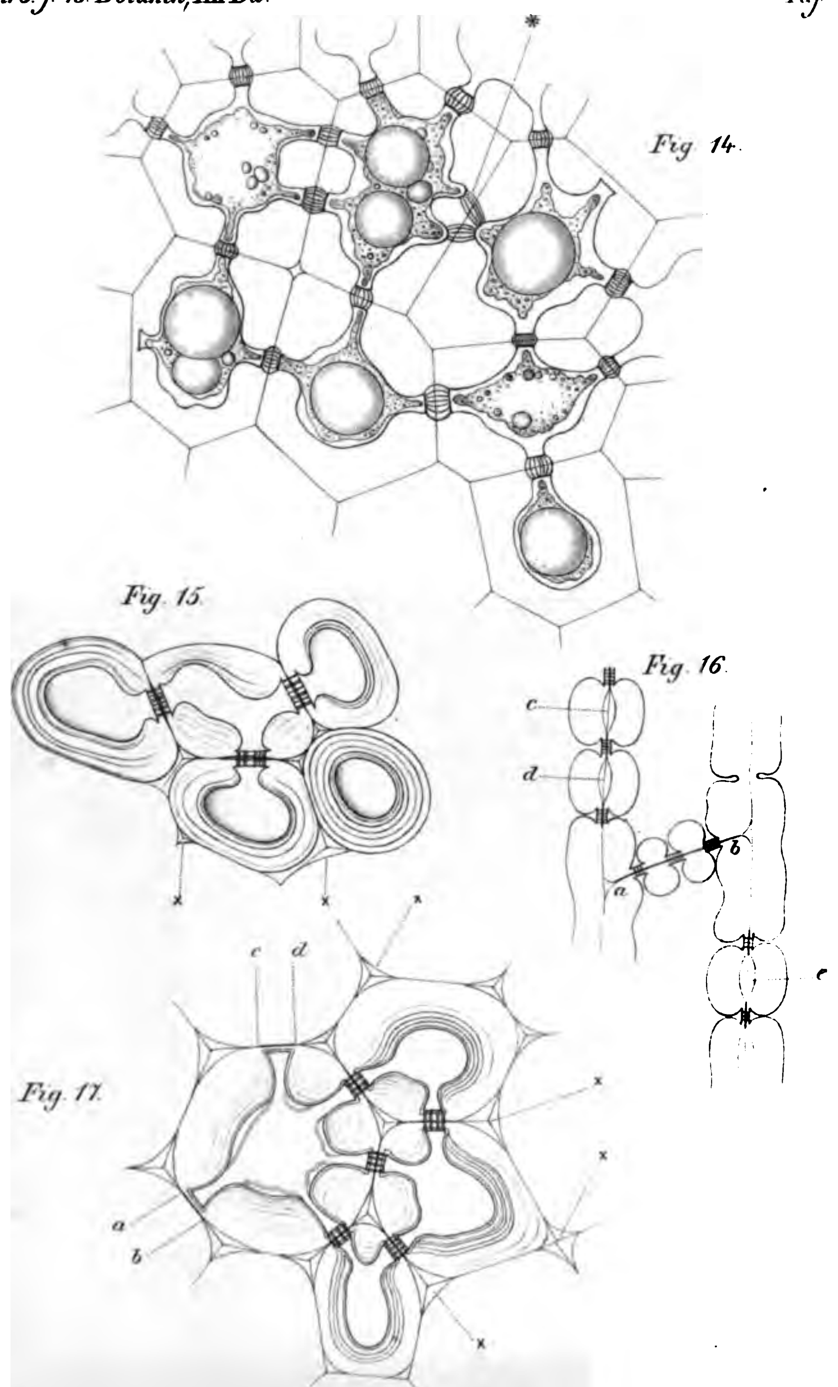




Ed. Tangl del.

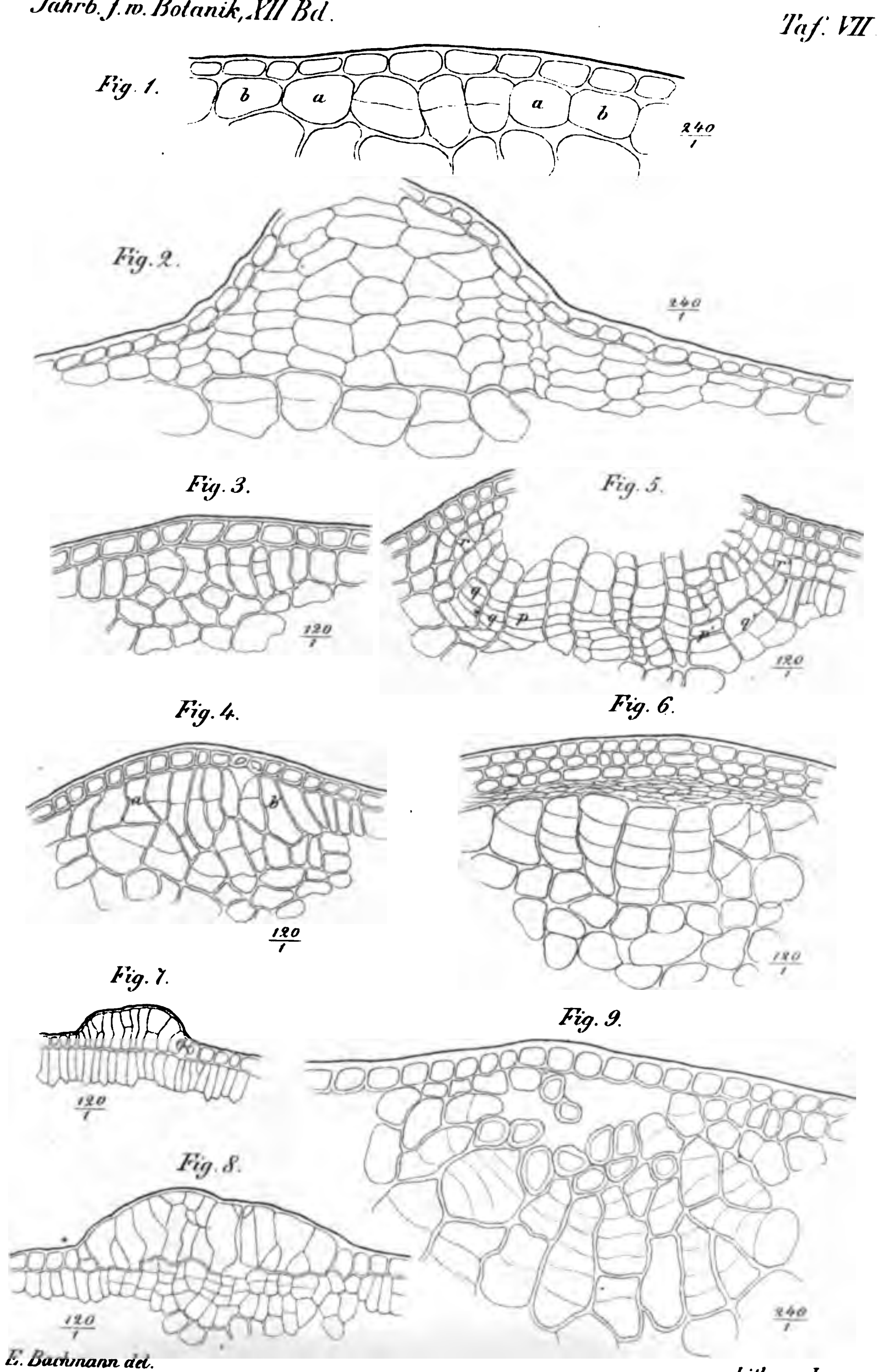
Lith. von Laue





Ed Tangl del. Lith von Laue





E. Bachmann del.

Lith. von Laue.





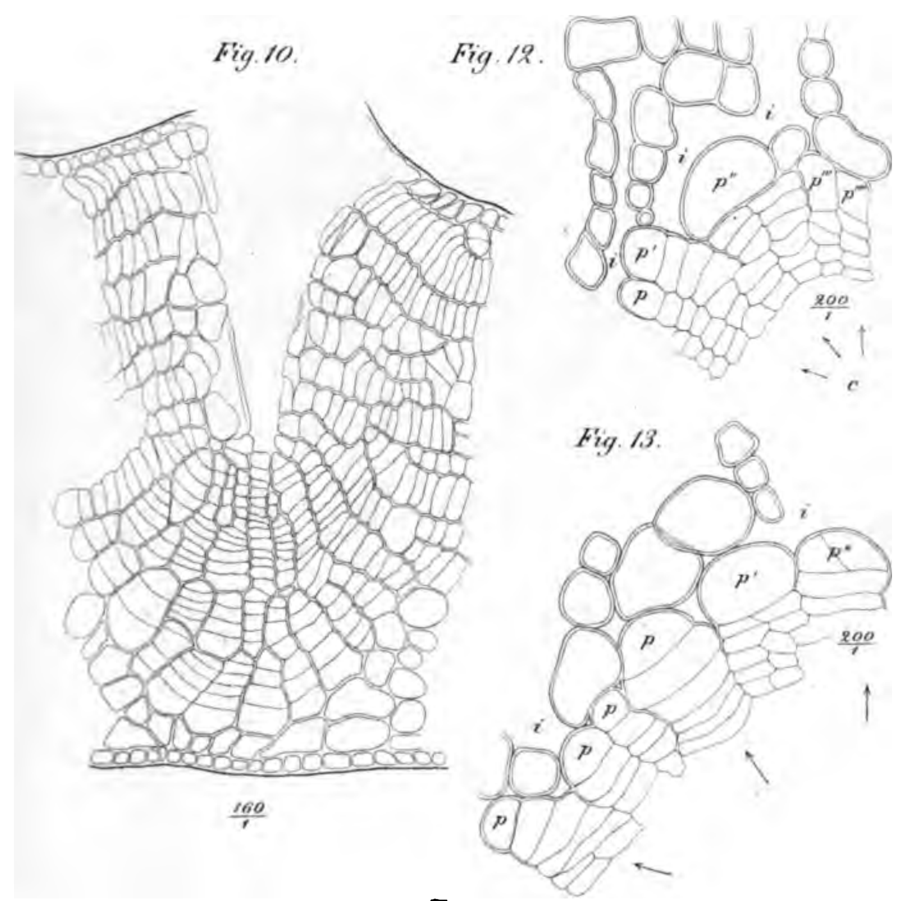
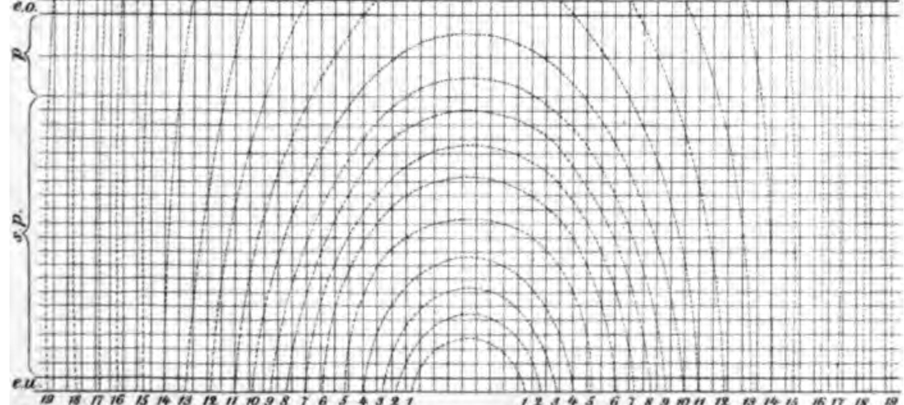


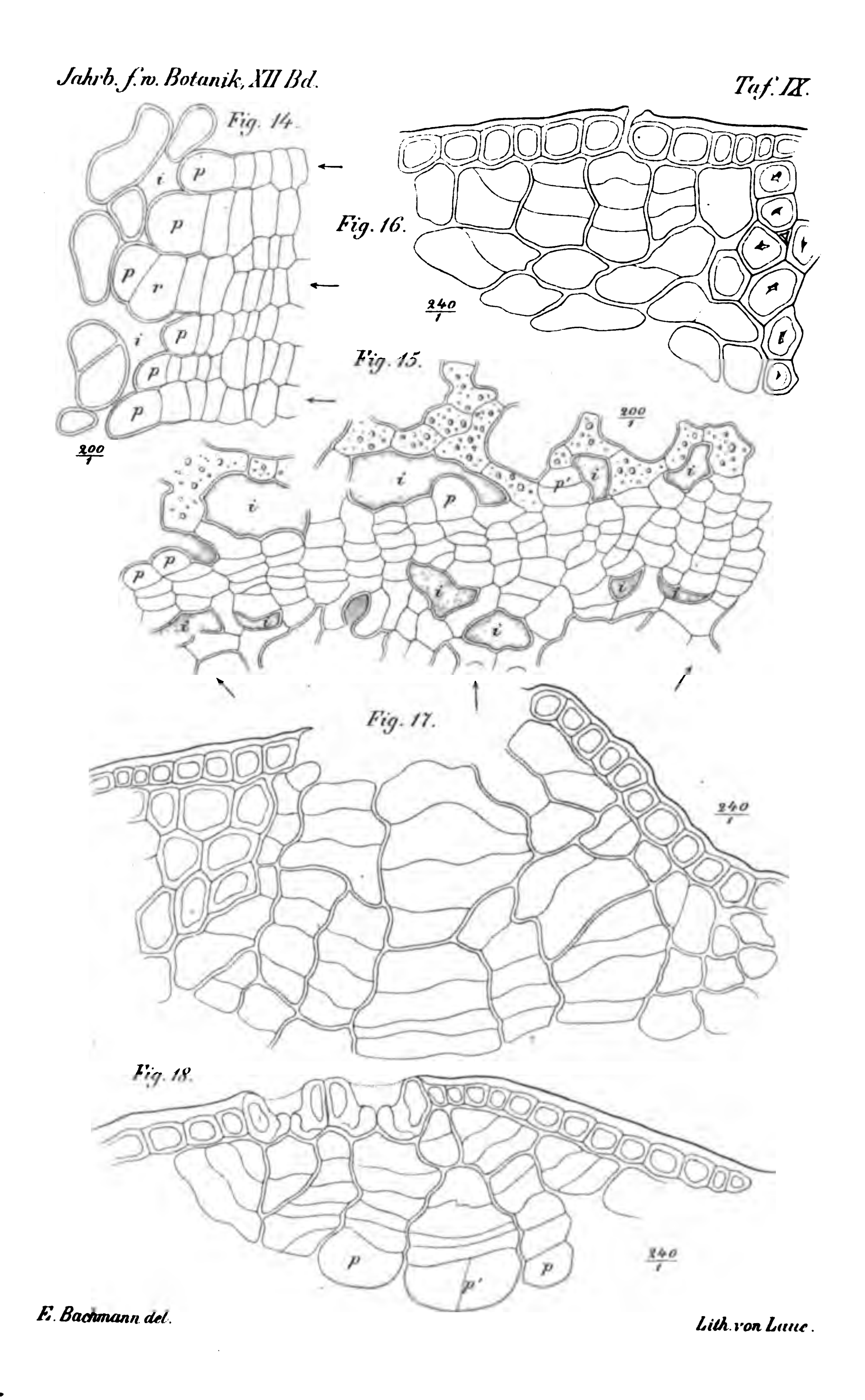
Fig. 11.



E. Bachmann del. Lith. von Laue.

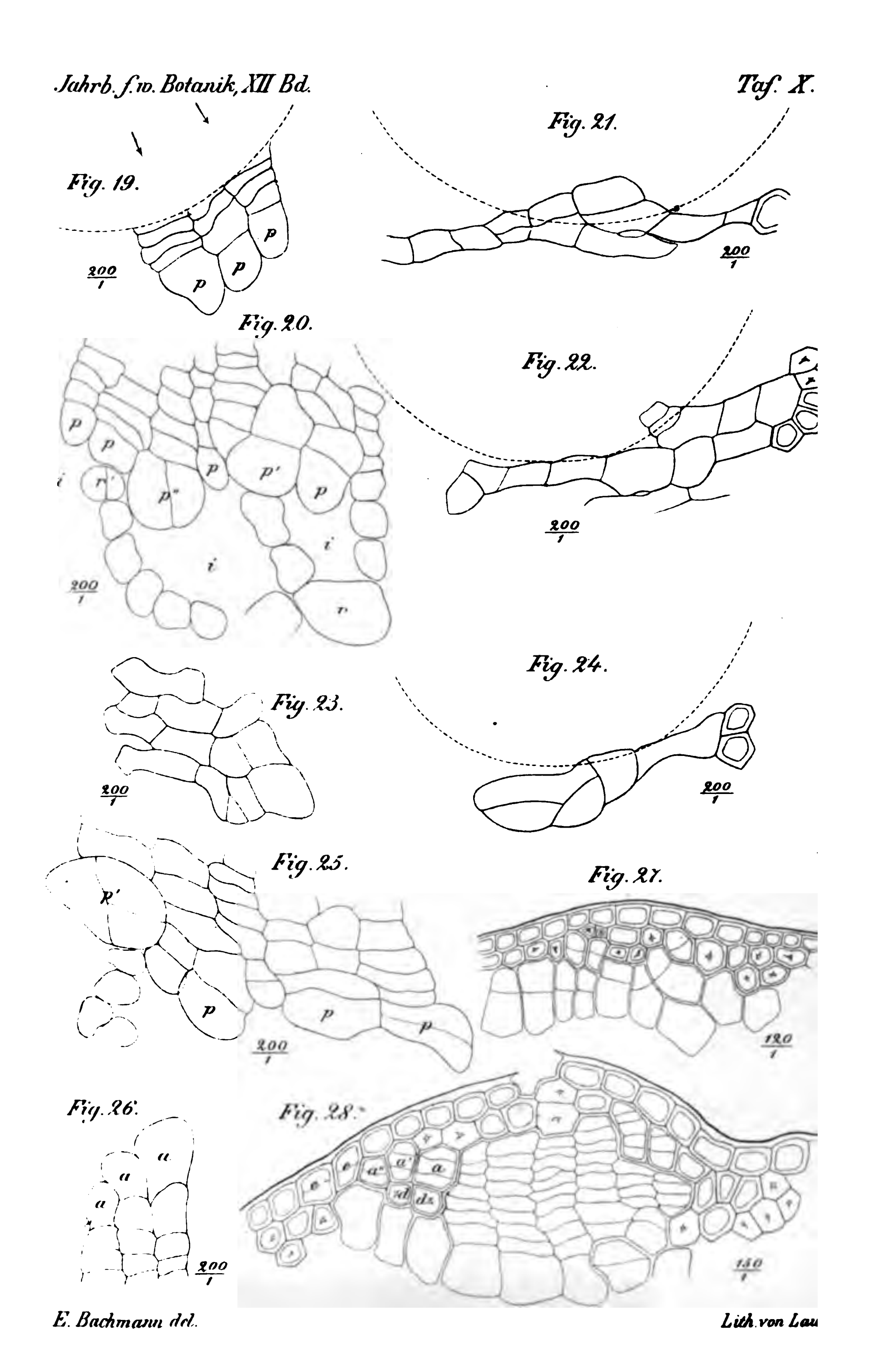






E. Bachmann del. Lith. von Laue.




Jahrb. f. w. Botanik, XII Bd.
Taf. X.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 27.
Fig. 28.
E. Bachmann del.
Lith. von Lau

Das Wesen der Stoffwechselprocesse im vegetabilischen Organismus.

Von

Dr. W. Detmer,

Professor an der Universität Jena.

I. Zur Charakteristik der Stoffwechselprocesse.

In neuester Zeit hat man begonnen, den pflanzlichen Stoffwechsel von ganz anderen Gesichtspunkten aus, als es bisher der Fall gewesen, zu betrachten. Vor allen Dingen hat sich die Frage in den Vordergrund gedrängt, ob die stickstofffreien Bestandtheile der Zellen (Amylum, Fette etc.) denn wirklich, wie man früher annahm, unmittelbar als solche zur Verathmung gelangen, oder ob die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Plasma das Material für die Athmung liefern. Allerdings ist es heute noch mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, die aufgeworfene Frage mit aller wünschenswerthen Bestimmtheit in diesem oder jenem Sinne zu beantworten, aber nichts desto weniger bieten sich uns bereits jetzt mancherlei Anhaltspunkte zur genaueren Beurtheilung der in Rede stehenden Verhältnisse dar. Ich habe mich während der letzten Jahre mit den Erscheinungen des vegetabilischen Stoffwechsels eingehend beschäftigt und ging dabei selbstverständlich zunächst von den früher allgemein herrschenden Anschauungen aus. Ein genaues Studium der einschlägigen Literatur, sowie die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen veranlassten mich aber, meine Ansichten mehr und mehr zu modificiren. Es sei mir deshalb an dieser Stelle gestattet, die Vorstellungen, welche ich mir über das Wesen der im vegetabilischen

Organismus zur Geltung kommenden Stoffwechselprocesse gebildet habe, in zusammenhängender Weise darzulegen.

Vor allen Dingen drängt sich die Frage auf, welche Vorgänge in der Pflanze wir als Stoffwechselprocesse anzusehen haben, und welcher Unterschied zumal zwischen der Assimilation und dem Stoffwechsel zu constatiren ist.

Der Chemiker vermag im Laboratorium aus anorganischem Material organische Körper zu erzeugen.[1]) Ebenso ist es nicht unmöglich, dass in der freien Natur auf rein chemischem Wege aus anorganischen Verbindungen organische entstehen. Aber auf alle Fälle ist dies gewiss, dass derartige Processe, sollten sie thatsächlich noch heute zur Geltung kommen, von keiner hervorragenden Bedeutung für das Leben der Pflanzen und Thiere sein könnten. Die Synthese des organischen Materials, dessen die Organismen zu ihrer Entwickelung bedürfen, wird von Pflanzenzellen vollzogen, und ohne diesen eigenthümlichen Vorgang ist das Leben der Pflanzen sowie der Thiere auf unserem Planeten unmöglich. Denjenigen Process aber, der dahin führt, dass in gewissen Pflanzenzellen aus anorganischem Material organische Substanz entsteht, bezeichnen wir als Assimilationsvorgang. Dieser überaus bedeutungsvolle Process ist durch die folgenden, gleichzeitig hervortretenden Merkmale charakterisirt. Die Assimilation kann nur in der chlorophyllhaltigen Zelle und nur unter dem Einflusse des Lichtes erfolgen. Findet der Assimilationsprocess statt, so wird stets Kohlensäure zersetzt und Sauerstoff abgeschieden. In Folge der Assimilation wächst der Trockensubstanzgehalt der Pflanzen, und es wird auf Kosten verbrauchter actueller Energie eine entsprechende Summe von Spannkräften in der producirten organischen Substanz angehäuft.[2])

---

1) Wenn hier und im Folgenden von organischen Körpern die Rede ist, so sind darunter stets kohlenstoffhaltige, verbrennliche Substanzen zu verstehen. Die Kohlensäure wäre demnach als einzige kohlenstoffhaltige anorganische Verbindung zu betrachten.

2) Nach den Resultaten der neuesten merkwürdigen Untersuchungen Pringsheims (vgl. Separat-Abdruck aus den Monatsberichten der Akad. d. Wiss. zu Berlin, Juli 1879, S. 12) ist das Hypochlorin als das erste sichtbare Assimilationsproduct anzusehen. Da der genannte Forscher die Resultate seiner Beobachtungen aber noch nicht in ausführlicher Weise publicirt hat, so möchte ich dieselben hier noch nicht mit in den Kreis der Betrachtung hereinziehen. Nach der bis-

Während es möglich ist, die Eigenthümlichkeiten des Assimilationsprocesses sehr scharf und präcise anzugeben, so gelingt es auf der anderen Seite nicht so leicht, festzustellen, welche Merkmale für die in den Gewächsen zur Geltung kommenden Stoffwechselprocesse charakteristisch sind. Stoffwechselprocesse im Allgemeinen sind als solche Vorgänge anzusehen, die dahin führen, dass vorhandene organische Verbindungen im Organismus in neue organische Körper umgewandelt oder völlig zerstört werden.

Stoffwechselprocesse können in jeder lebenden Pflanzenzelle und zwar sowohl unter dem Einflusse des Lichts als auch in tiefster Finsterniss stattfinden. Es ist ja bekannt, dass sich z. B. der Embryo der Samen, wenn nur ein gewisses Mass von Feuchtigkeit nicht fehlt, und die Temperaturverhältnisse günstig sind, im Dunkeln entwickeln kann. Ebenso wissen wir, dass chlorophyllhaltige Zellen selbst unter dem Einflusse des Lichts zu wachsen vermögen. Aber während in diesem letzteren Falle die Assimilationsproducte selbst gewissen Stoffwechselprocessen unterliegen und in Folge dessen das Material für den Wachsthumsvorgang gebildet wird, können die Embryonen nur auf Kosten der in den Reservestoffbehältern der Samen (Endosperm, Perisperm, Cotyledonen) zur Ausbildung gelangen.

Für den Assimilationsprocess ist es, wie wir gesehen haben, charakteristisch, dass er unter Kohlensäurezersetzung und Sauerstoffabscheidung verläuft. Beim pflanzlichen Stoffwechsel findet nun durchaus nicht unter allen Umständen das Entgegengesetzte, d. h. Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabscheidung, statt. Wenn das Amylum in den Pflanzenzellen z. B. unter Vermittelung der Diastase eine Spaltung in Maltose und Dextrin erleidet, so ist von einer Gasaufnahme oder Gasabgabe nichts zu beobachten, und wir

herigen Auffassungsweise ist das Amylum für fast alle grünen Pflanzen das erste sichtbare Assimilationsproduct. Sachs (vgl. dessen Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. 1865. S. 25) giebt an, dass bei Allium Cepa Zucker als Assimilationsproduct erzeugt wird. Briosi (vgl. Botan. Zeitung 1874. No. 34 u. 35, giebt an, dass in den Chlorophyllkörnern verschiedener Musa- und Strelitzia-Arten Fett als erstes sichtbares Assimilationsproduct erzeugt werde, indessen haben Holle (vgl. Flora 1877. No. 9, 10, 11 u. 12) sowie Godlewski (vgl. Flora, 1877, No. 14) gezeigt, dass diese Angabe auf Irrthümern beruhen müsse.

haben es in diesem Falle dennoch ganz unzweifelhaft mit einem Stoffwechselprocess zu thun. In ausserordentlich vielen Fällen ist allerdings der Stoffwechsel mit einer Sauerstoffaufnahme und der Abgabe einer entsprechenden Kohlensäurequantität verbunden, aber es ist von Interesse, darauf hinzudeuten, dass ebenso Stoffwechselprocesse in der Pflanze zur Geltung kommen können, die ausschliesslich von Sauerstoffaufnahme oder allein von Kohlensäureabgabe begleitet werden.

Mit Bezug auf den ersten Punkt weise ich hier auf das eigenthümliche Verhalten des Fettes bei der Keimung mancher Samen hin. Die Untersuchungen von Müntz[1]) haben es wahrscheinlich gemacht, dass die in den Reservestoffbehältern der Samen aufgespeicherten Glyceride zunächst unter Vermittelung eines Fermentes Spaltungen erfahren. Die freien Fettsäuren werden dann einem Oxydationsprocesse unterworfen, und es entstehen schliesslich aus dem sehr kohlenstoffreichen Material kohlenstoffärmere Verbindungen (Kohlehydrate). Gewisse Untersuchungen Hellriegels[2]) scheinen aber darauf hinzudeuten, dass die Fettsäuren unmittelbar nach ihrer Freiwerdung aus den Glyceriden Stoffwechselprocessen anheimfallen, die mit ausschliesslicher Sauerstoffaufnahme verbunden sind. Hellriegel, der mit Rapssamen experimentirte, constatirte nämlich, dass das Trockengewicht der Untersuchungsobjecte während des ersten Keimungsstadiums nicht vermindert wurde, sondern im Gegentheil eine Zunahme von 1 : 15 pCt. erfuhr. Bedenkt man ferner, dass die ruhenden Rapssamen, welche Hellriegel benutzte, 47,09 pCt. Fett, die nach Vollendung des ersten Keimungsstadiums gewonnenen Untersuchungsobjecte aber 47,76 pCt. Fett enthielten, so ist die Vermuthung doch gewiss gerechtfertigt, dass die Fettsäuren bei der Keimung der Samen zunächst ganz ähnlichen Oxydationsprocessen unterliegen, wie sie in Contact mit der Luft stehende Fettsäuren auch ausserhalb des Organismus erfahren können. Ich komme auf das Verhalten fettreicher Samen bei der Keimung weiter unten zurück.

Stoffwechselprocesse ohne Sauerstoffaufnahme, aber verbunden

---

1) Vgl. Müntz, Annal. de Chem. et de Phys. 4. Ser. T. 22 p. 472.
2) Vgl. Hellriegel, Journal f. prakt. Chem., Bd. 64, S. 101.

mit Kohlensäureabgabe sind als ganz gewöhnliche Vorgänge anzusehen. Ist es doch bekannt, dass z. B. die Hefepilze in zuckerreichen Flüssigkeiten bei völligem Sauerstoffmangel ganz normal zur Entwickelung gelangen können, und wissen wir doch, dass die Hefezellen unter solchen Umständen neben Alkohol sowie einigen anderen Körpern sehr bedeutende Kohlensäurequantitäten produciren. Von besonderem Interesse ist hier ferner der Umstand, dass in den Zellen des Hefepilzes auf Kosten des demselben zur Disposition gestellten Zuckers sowie des Ammoniaks oder der Salpetersäure Proteinstoffe entstehen können. Es ist höchst wahrscheinlich, dass die für die Eiweissbildung in den Hefezellen erforderlichen Kräfte beschafft werden, indem die Kohlehydrate unter Kohlensäure- sowie Wasserabscheidung einer partiellen Reduction anheimfallen. In den Zellen der höheren Pflanzen erfolgt die Eiweissproduction in ganz analoger Weise, und in der That hat Kellner[1]) die in hohem Grade beachtenswerthe Entdeckung gemacht, dass Keimpflanzen, denen man salpetersaure Salze darbietet, unter sonst gleichen Umständen mehr Kohlensäure als solche Keimlinge erzeugen, denen die Salpetersäure nicht zur Disposition steht.[2])

Nach dem Gesagten können also in den Pflanzenzellen Stoffwechselprocesse verlaufen, die mit Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe, mit alleiniger Sauerstoffaufnahme oder ausschliesslicher Kohlensäureabgabe verbunden sind. Ich gehe aber noch weiter und möchte behaupten, dass endlich Stoffwechselprocesse existiren können, die mit Sauerstoffabscheidung verbunden sind. Derartige Vorgänge können sich selbstverständlich nur unter dem Einflusse des Lichtes in den chlorophyllhaltigen Zellen abwickeln, und man könnte deshalb geneigt sein, dieselben als Assimilationserscheinungen zu deuten. Aber dem stellt sich ein wohl zu beachtendes, ebenso einfaches als gewichtiges Argument entgegen. Es ist nämlich meiner Meinung nach von fundamentaler theoretischer Wichtigkeit, nur denjenigen Vorgang als Assimilationsprocess zu bezeichnen, bei dessen Verlauf ausschliesslich auf Kosten anorganischer Verbindungen (Kohlen-

1) Vgl. Kellner, Versuchsstationen, Bd. 17, S. 408.

2) Die Salpetersäure verschwand in Berührung mit den Pflanzen als solche nach einigen Tagen vollständig.

säure und Wasser) organische Körper entstehen. Die Processe, welche ich hier speciell im Sinne habe, leisten dieser Forderung aber keineswegs Genüge. Sie kommen vielmehr dadurch zu Stande, dass gewisse organische Substanzen, nämlich Pflanzensäuren, unter dem Einfluss des Lichts und unter Sauerstoffabgabe das Material zur Bildung von Kohlehydraten liefern. Ich nehme keinen Anstand, diese Vorgänge als mit Sauerstoffabscheidung verbundene Stoffwechselprocesse zu bezeichnen.

Es ist bekannt, dass der Saft der Blätter von Crassulaceen, namentlich derjenige der Blätter von Bryophyllum calycinum, wenn die Pflanzentheile längere Zeit im Finstern verweilt haben, sauer reagirt, während Beleuchtung der Blätter die Reaction in eine neutrale oder gar eine schwach alkalische umwandelt.[1]) A. Mayer[2]) hat nun feststellen können, dass die Crassulaceenblätter im Licht und zwar in einer kohlensäurefreien Atmosphäre beträchtliche Sauerstoffmenge abscheiden, und demnach liegt die Vermuthung nahe, dass eben die Säure, welche ja bei der Insolation der Blätter verschwindet, das Material für die Sauerstoffabscheidung liefern kann. Einer derartigen Auffassung der Verhältnisse stellen sich aber noch bedeutende Schwierigkeiten in den Weg. Saussure[3]) hat die Stammglieder von Opuntia in einen mit Luft angefüllten unten durch Quecksilber abgeschlossenen Apparat gebracht. Im Dunkeln treten die Athmungserscheinungen der erwähnten Pflanze nun sehr deutlich hervor; sie absorbirt Sauerstoff, aber scheidet dafür nicht, wie es andere Pflanzen gewöhnlich thun, eine entsprechende Kohlensäurequantität ab. Setzt man den Versuch verhältnissmässig lange fort, so werden schliesslich von den Opuntiastammgliedern für die neu aufgenommenen Sauerstoffmengen entsprechende Kohlensäurequantitäten abgegeben. Während der ersten Stadien des Versuchs ist die erwähnte Pflanze auf jeden Fall im Stande, eine gewisse Gasmenge zurückzuhalten. Nach Saussure fixiren die Opuntien den aufgenommenen Sauerstoff nicht als solchen;

1) Vgl. A. Mayer, Versuchsstationen. Bd. 18, S. 428.
2) Vgl. A. Mayer, Versuchsstationen. Bd. 21, S. 227.
3) Vgl. Saussure, Recherches chemiques sur la végétation. Deutsch von Voigt, 1805, S. 57.

vielmehr erfolgt zunächst eine Kohlensäurebildung im Gewebe der Gewächse, und diese Kohlensäure häuft sich in den Zellen an. Mit diesem Verhältnisse steht nun die Thatsache im genauesten Zusammenhange, dass die Stammglieder von Opuntia unter dem Einfluss des Lichts selbst in einem kohlensäurefreien Raum Sauerstoff abscheiden; es wird eben unter diesen Umständen die in Folge des Athmungsprocesses gebildete und in den Zellen fixirte Kohlensäure zersetzt.

Von vornherein liegt die Möglichkeit vor, dass den Erscheinungen, welche A. Mayer bei der Ausführung seiner Untersuchungen über die Athmungs- und Assimilationsthätigkeit der Crassulaceen constatiren konnte, ganz ähnliche Ursachen zu Grunde liegen, wie den von Saussure beobachteten Phänomenen. Mayer hat aber in seiner zweiten von uns citirten Abhandlung den Nachweis geliefert, dass Blätter von Crassulaceen, wenn sie längere Zeit im Dunkeln verweilt haben, nur sehr geringe Kohlensäurequantitäten enthalten, und dass die Sauerstoffmenge, welche die Blätter bei nachträglicher Insolation in einer kohlensäurefreien Atmosphäre abscheiden, sehr viel grösser ist, bei Bryophyllum z. B. etwa um das 60fache, als die fixirte Kohlensäurequantität. Ueberdies hat Mayer feststellen können, dass verdunkelt gewesene Crassulaceenblätter nur sehr kleine Mengen freien oder locker gebundenen Sauerstoffs enthalten.

Nach alledem erscheint es als berechtigt, den Satz auszusprechen, dass die Pflanzensäuren, welche in den Crassulaceenblättern bei Lichtabschluss entstehen, dort Material zur Sauerstoffbildung im Licht liefern [1]), und Mayer ist durch fernere Beobachtungen zu der Ansicht geführt worden, dass namentlich eine Isomere der Aepfelsäure für die Sauerstoffproduktion der Blätter von Bryophyllum und Crassula arborescens von Bedeutung sei. Aber es bleibt immer noch zweifelhaft, ob diese Säure den Sauerstoff unter dem Einfluss des Lichts selbst abgiebt, denn man weiss, dass viele Pflanzen-

1) A. Mayer hat die Crassulaceenblätter dem Einfluss des Lichts in einem abgeschlossenen Apparat ausgesetzt. Das Volumen der Luft im Apparat vergrösserte sich und die abgeschiedene Sauerstoffmenge kann deshalb nicht der Kohlensäure entstammen, welche sich während der Versuche selbst in Folge von Oxydationsprocessen in den Pflanzentheilen bildete.

säuren — und auch diejenigen, welche in den Crassulaceen vorkommen — in Contact mit bestimmten Substanzen bei Lichtzutritt eine Spaltung in Kohlensäure und organische Verbindungen erfahren. Nach Mayers Untersuchungen (S. 326 seiner letzten Abhandlung) scheint indessen die Isoäpfelsäure in den Zellen der Crassulaceen eine derartige Spaltung im Licht nicht zu erfahren, und danach würde also der abgeschiedene Sauerstoff nicht als ein Zersetzungsproduct der Kohlensäure, sondern als ein Zersetzungsproduct der organischen Säure selbst anzusehen sein. Die Möglichkeit der Zersetzung organischer Substanzen im Licht unter Sauerstoffabscheidung ist demnach gegeben, und damit ist meine Behauptung, dass in den Pflanzenzellen Stoffwechselprocesse, welche mit Sauerstoffabgabe verbunden sind, zur Geltung kommen können, wohl gerechtfertigt.

Schliesslich ist hier noch zu erwähnen, dass, während der Assimilationsprocess stets zu einer Vergrösserung des Trockensubstanzgehalts der Pflanzen sowie zu einer Anhäufung potentieller Energie im Organismus führt, die Stoffwechselprocesse im Gegentheil in der Regel den Trockensubstanzgehalt der Pflanze deprimiren und meistens eine Verminderung der in den Gewächsen angesammelten Spannkräfte bedingen.[1])

Ein tieferes Verständniss des pflanzlichen Stoffwechsels ist meiner Ansicht nach nur möglich, wenn man von der Ueberzeugung ausgeht, dass verschiedene Categorien von Stoffwechselprocessen unterschieden werden können, und wenn man in Betracht zieht, dass diese verschiedenen Vorgänge die mannigfaltigsten Beziehungen zu einander zeigen können. Ich muss deshalb zunächst auf eine nähere Charakteristik jener Categorien der Stoffwechselprocesse, wie ich dieselben aufstelle, eingehen und überdies die verschiedenen Formen der Pflanzenathmung, welche bei dem Stoffwechsel in den Gewächsen so häufig als begleitende Erscheinungen zur Geltung kommen, specieller betrachten.

---

1) Stoffwechselprocesse, bei deren Verlauf organische Säuren unter Sauerstoffabscheidung zersetzt werden, müssen natürlich mit einem Verbrauch actueller Energie und einer Anhäufung von potentieller Energie in der Pflanze verbunden sein.

Als Pflanzenathmung überhaupt müssen die Vorgänge der Aufnahme sowie der Abgabe gewisser Gase seitens der Gewächse bezeichnet werden. Aber es ist wohl zu beachten, dass es durchaus unzweckmässig wäre, jede Gasaufnahme oder jede Gasabgabe seitens der Pflanze als Athmung zu bezeichnen. Nimmt die Pflanze z. B. Stickstoff oder überhaupt ein Gas auf, welches in ihren Zellen keine Verarbeitung erfährt, so reden wir nicht von einem Athmungsprocesse. Ebenso ist es durchaus geboten, die Erscheinungen der Kohlensäureaufnahme sowie der Sauerstoffabgabe bei der Assimilation nicht als Athmungsvorgänge anzusehen. Dagegen wird man stets von Athmung sprechen müssen, wenn die Gasaufnahme Stoffwechselprocesse bedingt, oder wenn die Gasabscheidung in Folge von Stoffwechselprocessen hervorgerufen wird. Danach wäre die Sauerstoffabscheidung, welche sich bei der Zersetzung von Pflanzensäuren unter dem Einflusse des Lichtes geltend macht, als ein Athmungsphänomen anzusprechen, und ebenso rede ich von Athmung, wenn gewisse Pilze in Folge ihrer Lebensthätigkeit Wasserstoff produciren. Wenn nach der Angabe einiger Beobachter [1]) bei der Keimung der Samen normalerweise Wasserstoff producirt werden soll, so ist dies entschieden, was hier nicht weiter ausgeführt werden kann, ein Irrthum. Wasserstoff kann allerdings bei der Keimung in Folge von Fäulnissprocessen, denen Bestandtheile der Samen oder Keimpflanzen unterliegen, entstehen, aber dieser Wasserstoff ist dann eben nicht ein Product der Lebensthätigkeit der Zellen der höheren Pflanzen, sondern er wird durch die Lebensthätigkeit von Fäulnissorganismen erzeugt, und er kann somit nur als ein Erzeugniss des Athmungsprocesses dieser letzteren angesehen werden. Als einzelne, wohl charakterisirte Formen der Pflanzenathmung sind die folgenden anzusehen:

Die normale Athmung. Als normale Athmung bezeichne ich nur diesen Vorgang, der mit Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe verbunden ist. Es ist aber ferner von Wichtigkeit, dass bei der normalen Athmung stets eine Kohlensäurequantität erzeugt wird, die dem Volumen nach gleich der absorbirten Sauerstoffmenge ist.

---

1) Man vgl. z. B. M. Schulz, Journ. f. prakt. Chem. 1862, Bd. 87, S. 142.

Wenn z. B. amylumreiche Samen keimen, so findet entschieden normale Athmung statt. Denn erfolgt die Entwickelung des Embryo in einer beschränkten Luftmenge, so verändert sich das Volumen der Luft, so lange nur noch hinreichende Sauerstoffquantitäten vorhanden sind, kaum. Die geringe Volumenverminderung, welche die abgeschlossene Atmosphäre erleidet, kann hauptsächlich darauf zurückgeführt werden, dass das von den Samen festgehaltene Wasser eine gewisse Quantität der producirten Kohlensäure absorbirt. Ebenso unterhalten die sich entwickelnden Blätter der Pflanzen in der Regel normale Athmung. Wenn ferner die Stammglieder von Opuntia das Volumen der sie umgebenden Luft nach Saussure's Beobachtungen erheblich vermindern, so ist damit doch noch keineswegs gesagt, dass in ihrem Gewebe keine normale Athmung erfolgt. Und in der That wissen wir ja, dass der von den Opuntien absorbirte Sauerstoff wie gewöhnlich zur Kohlensäurebildung Verwendung findet. Das Athmungsproduct wird nur nicht sofort abgeschieden, aber die Existenz normaler Athmung ist auch für diesen Specialfall als eine unzweifelhafte anzusehen. Bemerken will ich noch, dass die normale Athmung stets mit einer Bildung von Wasser verbunden ist, und dass selbstverständlich die hier in Rede stehenden Oxydationsprocesse eine [illegible] W[illegible] im [illegible] Organismus zur [illegible].

[illegible]

Athmung reden. Indessen ist es bekannt, dass bei der Keimung ölhaltiger Samen auf Kosten des Fettes Kohlehydrate gebildet werden. Derartige Stoffwechselprocesse setzen voraus, dass wenigstens ein bestimmtes Sauerstoffquantum ohne entsprechende Kohlensäureabgabe aufgenommen werde, und dennoch ist klar, dass fettreiche Samen bei fortgeschrittener Keimung neben der normalen Athmung noch Vinculationsathmung unterhalten müssen. Bei dem Zustandekommen der Vinculationsathmung geht also der atmosphärische Sauerstoff unter Bildung neuer organischer Körper chemische Verbindungen mit bereits in den Pflanzenzellen vorhandenen Substanzen ein, und unter Berücksichtigung dieses Umstandes erklärt sich z. B. die Thatsache leicht, dass die Keimungsproducte fettreicher Samen nicht nur procentisch, sondern auch absolut sauerstoffreicher als die Samen selbst sind.[1])

Die innere Athmung. Normale Athmung sowie Vinculationsathmung sind nach dem Gesagten mit Sauerstoffeintritt in die Pflanzenzellen verbunden. Aber während bei dem Verlaufe des ersteren Processes eine Kohlensäuremenge gebildet wird, die dem Volumen nach der absorbirten Sauerstoffquantität gleicht, ist die Vinculationsathmung durch alleinige Sauerstoffaufnahme charakterisirt. Die innere Athmung hat nun dies mit der normalen gemein, dass sie ebenfalls zu einer Kohlensäureabgabe seitens der Pflanzen führt, aber sie unterscheidet sich insofern ganz wesentlich von derselben, als sie niemals mit der Aufnahme freien Sauerstoffs verbunden ist. Von innerer Athmung rede ich, wenn z. B. die Hefepilze bei Abwesenheit freien Sauerstoffs Kohlensäure bilden, indem sie den Zucker zerlegen und zur Entstehung von Alkohol Veranlassung geben. Vorgänge, die den eben erwähnten bis zu einem gewissen Grade gleichen, können sich aber, wie weiter unten gezeigt werden soll, in jeder lebenden Pflanzenzelle bei Sauerstoffabschluss geltend machen. Auch bei der Bildung der Fette aus Kohlehydraten bei der Entwickelung ölhaltiger Samen findet meiner Auffassung nach innere Athmung statt, und ebenso rede ich von innerer Athmung, wenn auf Kosten des Sauerstoffs der Salpetersäure bei der Bildung

---

1) Vgl. Detmer, Physiol.-chem. Untersuchungen über die Keimung ölhaltiger Samen und die Vegetation von Zea Mays. Leipzig und Cassel, 1875.

der Proteinstoffe ein Theil des Kohlenstoffs der Kohlehydrate zu Kohlensäure oxydirt wird. Für alle angeführten Processe ist dies also charakteristisch, dass die Kohlensäurebildung nicht unter Vermittelung des freien Sauerstoffs der Luft, sondern unter Mitwirkung von Sauerstoffatomen erfolgt, die bereits in den Pflanzenzellen in Verbindung mit anderen Elementen vorhanden waren. Es sei noch erwähnt, dass die hier berührten Vorgänge innerer Athmung, die weiter unten noch specieller dargelegt werden sollen, mit einer Freiwerdung von Wärme Hand in Hand gehen müssen.[1])

Die Insolationsathmung. Als Insolationsathmung bezeichne ich den Vorgang der Sauerstoffausscheidung, der sich bei der nur unter dem Einflusse des Lichtes möglichen Zersetzung von Pflanzensäuren geltend macht. Dieser Process ist natürlich mit einer Anhäufung von Spannkräften in der Pflanze verbunden.

Ich gehe nunmehr dazu über, die verschiedenen Kategorien der in den Pflanzen zur Geltung kommenden Stoffwechselprocesse näher zu charakterisiren.

Als Dissociationsprocesse sind diejenigen Vorgänge in den Pflanzen zu bezeichnen, welche dahin führen, dass ein bestimmter Körper eine Spaltung in verschiedene Verbindungen erfährt. Wir kennen [illegible] dass die Proteinstoffe des Plasma [illegible] und stickstofffreie Verbindungen [illegible] trägt unzweifelhaft [illegible] Zu den nämlichen [illegible] Erscheinungen [illegible] Fermente ihre katalytischen Wirkungen [illegible] vorhandene Stoffe aus.[2])

[illegible] das Amylum [illegible] weisen, [illegible] zukommen [illegible] kann.[3])

[1]) [illegible]

[2]) [illegible] prakt. Chemie [illegible]

[3]) [illegible] Fermente in den [illegible]

Ebenso erfahren die Fette bei der Keimung ölhaltiger Samen eine Dissociation in freie Fettsäuren und Glycerin, und da nach den Untersuchungen von Hüfner[1]) im Panreassaft der Thiere ein Ferment vorkommt, welches diese Spaltung zu vermitteln im Stande ist, so liegt die Vermuthung nahe, dass dem erwähnten Processe im vegetabilischen Organismus auch ähnliche Ursachen zu Grunde liegen. Die angeführten Dissociationsprocesse machen sich ohne Athmungsprocesse in den Zellen geltend. Andere Vorgänge derselben Kategorie sind aber mit innerer Athmung verbunden, und vor allen Dingen verweise ich hier auf den Vorgang der Zerspaltung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure etc.

Im Gegensatz zu den Dissociationsprocessen stehen die Associationsvorgänge. Eine eingehendere Beleuchtung derselben ist hier noch nicht möglich. Ich erwähne nur, dass von Associationserscheinungen z. B. die Rede sein muss, wenn gewisse stickstoffhaltige und stickstofffreie Verbindungen sich zu Proteinstoffen vereinigen.

Eine dritte Gruppe der Stoffwechselprocesse bezeichne ich als Decompositionsvorgänge. Der Verlauf derselben ist in der Regel mit normaler Athmung verbunden, und in typischer Form treten uns die Decompositionserscheinungen bei der Keimung der Samen entgegen. Es ist ganz unzweifelhaft gewiss, dass z. B. bei der Keimung amylumreicher Samen die Stärke mehr und mehr aus den Reservestoffbehältern verschwindet. Hand in Hand mit diesem Verschwinden des Amylum geht ein lebhafter Athmungsprocess der keimenden Samen, indem dieselben Sauerstoff aufnehmen und dafür Kohlensäure aushauchen. Man mag sich über den Zersetzungsprocess, der hier in Rede steht, im Einzelnen diese oder jene Vorstellung bilden, als unzweifelhaft feststehend darf angenommen werden, dass der atmosphärische Sauerstoff auf gewisse stickstofffreie Körper oxydirend einwirkt und auf diesem Wege Veranlassung zur Bildung von Kohlensäure sowie von Wasser giebt. Bei dem Zustandekommen der Decompositionsprocesse erfahren die organischen Verbindungen stets tiefgreifende Zersetzungen. Es ist keineswegs

---

1) Vgl. Hüfner, Journal f. pract. Chem., neue Folge. Bd. 5 S. 385, Bd. 10 S. 1 und Bd. 11 S. 43.

gesagt, dass diese Zersetzungen immer nur zur Bildung von Kohlensäure und Wasser führen, vielmehr entstehen in der Regel in Folge der Decompositionsprocesse noch anderweitige Körper, zumal organische Substanzen, die für die Zwecke des Wachsthums der Zellen in Anspruch genommen werden können.

Bei dem Zustandekommen der Dissociationsprocesse erfahren die Atomgruppen der sich zersetzenden Substanz im Wesentlichen nur eine Umlagerung, und dies hat die Bildung neuer Verbindungen zur Folge. Für die Decompositionsprocesse ist das vor allen Dingen charakteristisch, dass bei ihrem Stattfinden die Moleküle verschiedener Körper, deren Atome sich zur Bildung der neu entstehenden Verbindungen mit einander vereinigen, in Wechselwirkung gerathen. Die Decompositionserscheinungen gehen immer Hand in Hand mit Athmungserscheinungen, und sie haben stets eine Verminderung des in den Pflanzenzellen angehäuften Spannkraftvorraths im Gefolge.

Endlich dürfte es zweckmässig sein, eine Gruppe der Stoffwechselprocesse als Vorgänge der Stoffmetamorphose zu unterscheiden. Die Stoffmetamorphose ist nicht mit tiefgreifender Zersetzung der organischen Verbindungen verbunden, sondern die Producte, welche in Folge der in Rede stehenden Processe resultiren, stehen oft noch in einem näheren Verwandtschaftsverhältnisse zu den zu ihrer Bildung erforderlichen organischen Körpern. Athmungserscheinungen, mit Ausnahme von Vinculationsathmung, machen sich bei dem Zustandekommen der Stoffmetamorphose nicht geltend, und als Processe, die in diese letzte Kategorie der Stoffwechselvorgänge gehören, sind z. B. gewisse Oxydationsprocesse, denen die Fettsäuren unterliegen können, anzusehen. Ebenso rede ich von einer Stoffmetamorphose, wenn das Dextrin in der Pflanze in Glycose übergeht etc. etc.

Die vorstehenden Darstellungen haben den Zweck, in die Mannigfaltigkeit der Stoffwechselprocesse einige Uebersichtlichkeit zu bringen. In vielen Fällen ist es allerdings mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, genau anzugeben, in welche Kategorie von Stoffwechselprocessen dieser oder jener Vorgang gehört, aber es ist ja bekannt, dass wir über das Wesen so mancher Processe in der Pflanze höchst

mangelhaft unterrichtet sind, und vielleicht erst in ferner Zukunft zu genauerer Einsicht gelangen werden.

Die Substanzen, welche direct oder nachdem sie verschiedenen Stoffwechselprocessen anheimgefallen sind, für den Aufbau der organisirten Pflanzengebilde (Zellhäute, Amylumkörner, Plasmabestandtheile) Verwendung finden können, bezeichnet man als plastische Stoffe. Die organisirten Zellenbestandtheile, welche aus diesen plastischen Stoffen entstanden sind, erleiden unter Umständen eigenthümliche Veränderungen. Sie fallen nämlich Stoffwechselprocessen anheim, welche Producte liefern, die nicht wieder im Stande sind, organisirte Gebilde zu erzeugen, die also in keiner directen Beziehung zu den Wachsthumsvorgängen im vegetabilischen Organismus stehen. Diese Stoffwechselproducte kann man, wie es bereits von Sachs[1]) geschehen, als Degradationsproducte bezeichnen. Wenngleich diese Körper für die Bildung neuer Zellen keine Bedeutung besitzen, so haben dieselben dennoch mannigfache physiologische Functionen im Organismus der Pflanzen zu erfüllen. Als ein interessantes Degradationsproduct der Cellulose, der Zellmembran und des Amylum ist z. B. der Pflanzenschleim anzusehen.[2]) Dieser Körper, der namentlich in den Epidermiszellen mancher Samen vorkommt, ist in Contact mit Wasser unbegrenzter Quellung fähig, und er besitzt in Folge dessen für die Entwickelung des Embryo jener Samen eine erhebliche Bedeutung, indem er auch die kleinsten Wassermengen, mit welchen dieselben in Berührung gerathen, für den Keimungsprocess verwerthbar macht. Auch das Lignin, welches einen Hauptbestandtheil des für die Widerstandsfähigkeit der Pflanzen äusseren Einflüssen gegenüber so wichtigen Holzes ausmacht, ist als ein Degradationsproduct der Cellulose aufzufassen. Als weitere Stoffwechselproducte, welche in diese Kategorie gehören, sind das Suberin des Korks, das Cutin der Cuticula und die in und auf dieser letzteren abgelagerten Wachse anzusehen. Als Muttersubstanz des Wachses ist nach den vorliegenden Untersuchungen in der That

1) Vgl. Sachs, Lehrbuch der Botanik. Vierte Auflage. S. 676.
2) Vgl. Frank, Pringsheim's Jahrbücher, Bd. 5, S. 161.

die Cellulose zu betrachten, und als intermediäre Producte werden dabei Suberin und Cutin [1]) gebildet. [2])

Solche Körper, die in Folge der Stoffwechselprocesse in der Pflanze neben anderen, welche für die Bildung der organisirten Zellenbestandtheile Bedeutung besitzen, entstehen, selbst aber für den erwähnten Zweck keine Verwendung finden, bezeichnet man als Nebenproducte. Vor allen Dingen sind Kohlensäure sowie Wasser als solche Nebenproducte des Stoffwechsels aufzufassen, denn sie entstehen ganz allgemein, wenn aus gewissen stickstofffreien Körpern in der Pflanze unter Vermittelung des atmosphärischen Sauerstoffs das Material für das Wachsthum der Zellhäute gebildet wird. Aber bei weitem nicht alle Nebenproducte verlassen den Organismus nach ihrer Entstehung. Die meisten derselben verbleiben in den Pflanzen und es ist sogar für bestimmte der hier in Rede stehenden Substanzen unzweifelhaft sicher, dass sie gewisse physiologische Functionen zu erfüllen haben. Die Glycoside scheinen nicht im strengsten Sinne des Wortes als Nebenproducte des Stoffwechsels aufgefasst werden zu können. Zwar treten sie häufig in Pflanzentheilen auf, in denen kein lebhafter Stoffwechsel mehr erfolgt, aber andererseits darf doch wohl angenommen werden, dass der Zucker, der bei ihrer Zersetzung gebildet wird, auch im vegetabilischen Organismus als plastisches Material Verwendung finden kann. Echte Nebenprodukte des Stoffwechsels sind hingegen die sehr wahrscheinlich aus Glycosiden entstehenden Harze. In die nämliche Kategorie von Stoffwechselproducten wie die Harze gehören ferner die ätherischen Oele, manche Farbstoffe, die Alkaloide sowie manche Pflanzensäuren, namentlich die Oxalsäure, welche in Verbindung mit Basen in den Zellen aufgespeichert wird.

1) Suberin und Cutin sind höchst wahrscheinlich nicht verschiedene Körper, sondern identische Verbindungen.

2) Vgl. Sachsse: Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlehydrate und Proteinsubstanzen, 1877, S. 156.

II. Das Verhalten der Proteinstoffe beim Stoffwechsel.

Es unterliegt gar keinem Zweifel, dass die stickstoffhaltigen Verbindungen im vegetabilischen Organismus in sehr vielen Fällen eine Translocation erfahren. Wenn die Keimung der Samen erfolgt, so müssen die stickstoffhaltigen Substanzen, nachdem die eigenthümlichen plasmatischen Gebilde der Reservestoffbehälter aufgelöst worden sind, den wachsenden Pflanzentheilen auf irgend eine Weise zugeführt werden, und zwar muss jenen wandernden Körpern die Fähigkeit zukommen, die Cellulosemembranen sowie die Hautschicht des Plasma zu passiren, da ja die wachsenden Zellen allseitig geschlossene Gebilde repräsentiren. Ein ganz analoges Verhalten müssen übrigens schliesslich ebenfalls die in den Elementen des Weichbastes der entwickelteren Gewächse vorhandenen Proteinstoffe zeigen, denn wenn z. B. der zähe, in den Siebröhren vorhandene Schleim auch im Stande ist, die Poren der Siebplatten zu passiren, so müssen die Stickstoffverbindungen, wenn sie eine Verwendung zur Bildung neuen Plasmas finden sollen, doch schliesslich in geschlossene Zellen eintreten.

Ich habe mich mit aller Bestimmtheit davon überzeugen können[1]), dass die Proteinstoffe (Albumin und Conglutin) nicht im Stande sind, Membranen von vegetabilischem Pergament als solche zu passiren. Ebenso behaupte ich auf Grund meiner Beobachtungen, dass auch die in den Pflanzenzellen unter gewissen Umständen zu Stande kommenden Druckkräfte durchaus nicht in allen Fällen ausreichen, um Proteinstofflösungen aus einer Zelle in eine andere hineinzufiltriren. So habe ich Gerstenkeimlinge, die durch das Abschneiden der Spitzen, der Wurzeln und der Plumula verletzt worden waren, längere Zeit völlig unter Wasser verweilen lassen. Nach Abschluss der Versuche waren in der Flüssigkeit niemals Proteinstoffe nachzuweisen.

Diese Erfahrungen deuten bereits darauf hin, dass die Proteinstoffe in den Pflanzen chemische Veränderungen erfahren müssen, welche dahin führen, dass Substanzen entstehen, durch welche die Translocation stickstoffhaltiger Körper von Zelle zu Zelle vermittelt

1) Vgl. Detmer: Wollny's Forschungen auf dem Gebiete der Agriculturphysik. Bd. 2 Heft 4.

werden kann. Und in der That ist einerseits bekannt, dass die Eiweisskörper auch im pflanzlichen Organismus nicht selten durch ein Ferment (Pflanzenpepsin) in Peptone umgewandelt werden [1]), während die Proteinstoffe andererseits in den Gewächsen sehr allgemein unter Bildung von Säureamiden sowie Amidosäuren zerfallen. Die Fähigkeit der Peptone, Membranen zu passiren, ist allerdings nach neueren Untersuchungen von Maly [2]) keine so erhebliche, wie man früher glaubte; aber immerhin wird das Pepsin doch geeigneter als das Eiweiss sein, in den Pflanzen von einem Orte zum andern zu wandern. Dass das Asparagin, die Zellmembranen und das Hyaloplasma passiren kann, habe ich nachgewiesen, und diesem Säureamide analog verhalten sich unzweifelhaft andere Säureamide sowie die Amidosäuren.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass die Proteinstoffe bei der Bildung der Peptone keine tiefgreifenden Zersetzungen erleiden, sondern nur Processen der Stoffmetamorphose unterliegen. Dagegen ist mit der Bildung der Säureamide und Amidosäuren aus Eiweisskörpern eine vollkommene Zersetzung, eine Dissociation dieser letzteren verbunden. Wir berühren hiermit die überaus wichtige Frage nach dem Verhalten der Proteinstoffe beim pflanzlichen Stoffwechsel, und wir müssen dieser Frage nunmehr unser specielles Interesse zuwenden.

Die Möglichkeit, dass die Proteinstoffe des Plasma in stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper zerfallen, ist bereits von Sachs [3]) in Betracht gezogen worden. Zu der Zeit, als Sachs seine bedeutungsvollen Untersuchungen über den pflanzlichen Stoffwechsel ausführte, fehlte es aber noch an empirischem Material, um die Ansicht, wonach die Proteinstoffe in den Zellen in der angedeuteten Weise zerfallen, genügend begründen zu können, und der genannte Forscher hat jenen Dissociationsprocessen keine weitere Bedeutung beigemessen. [4])

1) Man vgl. hierüber die Angaben von Gorup-Besanez und Darwin.

2) Vgl. Maly: Pflüger's Archiv, Bd. 9, S. 585.

3) Vgl. Sachs, Handbuch der Experimentalphysiologie d. Pflanzen. S. 348.

4) Danach nimmt Sachs an, dass das Material für die Bildung der Zellhäute nicht in Folge einer Zersetzung der Proteinstoffe des Plasma entsteht, sondern dass die in den Zellen vorhandenen Kohlehydrate und Fette direct zur Zellstoffbildung Verwendung finden.

Die von Sachs ausgesprochenen Anschauungen haben sehr allgemeine Verbreitung gefunden, und sie werden auch noch heute von den meisten Botanikern festgehalten. Aber es ist zu erwähnen, dass in neuerer Zeit dennoch mehrfach die Meinung auftauchte, die Proteinstoffe möchten in den Pflanzenzellen doch vielleicht eine Spaltung in stickstoffhaltige und stickstofffreie Verbindungen erfahren. Dies geschah z. B. von Karsten[1]), der vor einiger Zeit den Keimungsprocess der Schminkbohnen studirte, und aus dem Umstande, dass seine bei Lichtabschluss erwachsenen Untersuchungsobjecte procentisch reicher an Protein, aber ärmer an sogenannten unbestimmten Stoffen als die bei Lichtzutritt erwachsenen Pflanzen waren, den Schluss zog, dass die Eiweisskörper unter gewissen Verhältnissen (namentlich bei Lichtzutritt) das Material zur Bildung stickstofffreier Verbindungen liefern können. Die Art und Weise, in welcher Karsten die Resultate seiner Beobachtungen gedeutet hat, ist aber eine willkürliche, denn es liegt ja auf der Hand, dass die bei Lichtzutritt erwachsenen Pflanzen einfach deshalb reicher an unbestimmten Stoffen als die im Finstern cultivirten sein konnten, weil sie in den Stand gesetzt waren, zu assimiliren.

Ebenso sind die Resultate, zu denen Just[2]) bei seinen beachtenswerthen Untersuchungen über den Keimungsprocess von Triticum vulgare gelangt ist, nicht dazu geeignet, die hier in Rede stehenden Fragen zu lösen. Just hat gefunden, dass in dem Embryo des Weizens, der bekanntlich im ruhenden Zustande weder Amylum noch Zucker führt, bereits nach 24stündiger Quellung der Samen das Vorhandensein dieser Körper nachzuweisen ist. Da das Endosperm des Weizens während der Quellung noch gar keine Veränderungen erfährt, und zumal das Auftreten von Zucker in demselben nicht beobachtet werden kann, so müssen Stärke und Glycose, welche während der ersten Keimungsstadien im Embryo von Tricitum auftreten, aus Stoffen entstehen, die derselbe selbst enthält, und die ihm deshalb nicht zugeführt werden brauchen. Dass diese Auffassung eine wohlbegründete ist, zeigen namentlich die Versuche Just's, bei deren Ausführung er die vom Endosperm völlig isolirten

1) Vgl. Karsten, Versuchsstationen. Bd. 13, S. 193.
2) Vgl. Just, Separatabdruck aus dem dritten Bande der Annal. d. Oenologie.

[illegible] geeigneten Wachsthumsbedingungen aussetzte. [illegible] war nach kurzer Zeit, trotzdem ihnen [illegible] plastischen Stoffe zugeführt werden konnten, [illegible] Amylum und Glycose zu constatiren. Just [illegible] dass die im Weizenembryo während der ersten [illegible] auftretenden Kohlehydrate als Zersetzungsproducte [illegible] angesehen werden müssen. Die Möglichkeit der [illegible] Eiweisskörper in stickstoffhaltige und stickstofffreie [illegible] nicht bestritten werden, aber die Ergeb[illegible] Just's zwingen uns, keineswegs auf diese [illegible] unsere gesammten Anschauungen über den pflanz[illegible] in wesentlicher Weise zu modificiren, denn was [illegible] anzunehmen, dass die in den Weizenembryonen [illegible] auftretenden Stärke- und Glycosemengen [illegible] anderweitiger stickstofffreier Verbindungen, [illegible] Keimung in den Embryonen vorhanden waren,

[illegible] der Lösung unserer Frage um einen Schritt [illegible] wenn wir bedenken, dass in den Pflanzen sehr all[illegible] Verbindungen entstehen, die als Zersetzungs[illegible] Eiweisskörper angesehen werden müssen. Ich werde [illegible] auseinandersetzen, weshalb gerade dieser Umstand von [illegible] für uns erscheinen muss; zunächst möchte [illegible] Blick auf die thatsächlichen Verhältnisse werfen. [illegible] dass bei der Keimung sehr vieler Samen (Zea [illegible] Silybum marianum, Solanum tuberosum, [illegible] Lupinus luteus, Pisum sativum etc. etc.) mehr [illegible] Asparaginquantitäten entstehen, während die [illegible] diese Körper nicht enthalten. Weiter haben [illegible] Arbeiten von Gorup-Besanez und [illegible] in manchen Keimpflanzen das Vorhanden[illegible] Tyrosin und Leucin nachzuweisen ist. Man [illegible] Keimungsprocess zur Erzeugung von Säureamiden [illegible] in den Pflanzenzellen führt. Die Bildung [illegible] keineswegs nur auf das Stadium der Kei[illegible] mehr haben vor allen Dingen die interessanten

1) [illegible]
2) [illegible]
3) [illegible]
4) [illegible] nicht in [illegible] dass die in [illegible] bildung [illegible]

Untersuchungen Borodin's[1]) ergeben, dass das Asparagin und andere Körper ganz allgemein auftretende Producte des pflanzlichen Stoffwechsels sind. Borodin constatirte zunächst, dass bei der Entfaltung der Knospen mancher Pflanzen (Spiraea sorbifolia, Ulmus effusa) unter ganz normalen Verhältnissen die Anhäufung von Asparagin beobachtet werden kann. Dagegen liess sich in anderen Gewächsen (Syringa vulgaris, Sorbus aucuparia, Alnus glutinosa etc.) unter normalen Verhältnissen niemals Asparagin nachweisen. Nun ist die Thatsache aber von fundamentaler Bedeutung, dass in den zuletzt erwähnten Pflanzen die Anhäufung von Asparagin in den Zellen durch gewisse Umstände künstlich herbeigeführt werden kann. Werden nämlich abgeschnittene und mit Knospen besetzte Zweige von Syringa, Sambucus oder Sorbus, in denen also zunächst kein Asparagin nachzuweisen ist, in Wasser gestellt und an einem schlecht beleuchteten Ort längere Zeit belassen, so sind nach einiger Zeit in den Zellen der sich entfaltenden jungen Blätter nicht unerhebliche Asparaginquantitäten anzutreffen. Borodin hat viele Gewächse ebenfalls während des Sommers, wenn dieselben also in lebhafter Vegetation begriffen waren, auf einen Gehalt an Asparagin untersucht, und wenngleich er dabei in sehr vielen Fällen zunächst zu einem negativen Ergebnisse gelangte, so liess sich die Asparaginanhäufung in den Zellen doch immer constatiren, nachdem die Pflanzentheile einige Zeit in einem verfinsterten Raume verweilt hatten. Diese Resultate in Verbindung mit den bekannten Ergebnissen, welche von Pfeffer sowie von anderen Beobachtern über die Entstehung und das Verhalten des Asparagins in den Pflanzen ermittelt worden sind, haben Borodin schliesslich zu folgenden Anschauungen über die hier in Rede stehenden Stoffwechselprocesse im vegetabilischen Organismus geführt: Die Proteinstoffe zerfallen in den Pflanzenzellen unter allen Umständen. In Folge dieses Vorganges entstehen Asparagin und andere stickstoffhaltige Verbindungen, aber daneben werden stickstofffreie Körper gebildet. Diese letzteren gelangen jetzt zur Verathmung, und die Regeneration der Proteinstoffe auf Kosten der Säureamide und Amidosäuren kann weiter unter Beihülfe stickstofffreier organischer Körper erfolgen. Wenn es nicht gelingt, in

1) Vgl. Borodin: Botan. Zeitung 1878, Nr. 51 u. 52.

den Pflanzenzellen Asparagin zu entdecken, so beweist dies nicht, dass überhaupt kein Asparagin gebildet worden ist, sondern das erwähnte negative Resultat berechtigt nur zu dem Schluss, dass in den Pflanzen reichliche Mengen stickstofffreier Verbindungen, die für die Proteinstoffneubildung Verwendung finden können und gefunden haben, zugegen sein müssen. Verweilen lebende Pflanzentheile längere Zeit im Finstern oder überhaupt unter Bedingungen, welche die Assimilation, die Bildung neuer Mengen stickstofffreier plastischer Stoffe unmöglich machen, so ist der von Anfang an für die Eiweissregeneration zur Disposition stehende Vorrath an stickstofffreien Substanzen bald aufgezehrt, und jetzt kann eine Anhäufung von Säureamiden sowie von Amidosäuren in den Zellen zur Geltung kommen.

Wenn ich nunmehr dazu übergehe, meine Anschauungen über das Wesen der Stoffwechselprocesse im vegetabilischen Organismus darzulegen, so muss ich zunächst bemerken, dass es allerdings heute noch nicht möglich ist, die chemischen Vorgänge in den Zellen selbst direct zu beobachten. Daraus folgt aber zugleich, dass unsere gesammten Anschauungen über den pflanzlichen Stoffwechsel noch immer mehr oder weniger hypothetischer Natur sein müssen. Aber es stünde wahrlich schlimm um die Wissenschaft und speciell um die Pflanzenphysiologie, wenn man ihr das Recht nehmen wollte, sich mit Hypothesen zu behelfen. Allerdings ist gerade die Pflanzenphysiologie von Unberufenen mit Hypothesen aller Art förmlich überschwemmt worden: indessen von solchen Hypothesen kann und soll hier nicht die Rede sein. Wir verlangen vielmehr mit aller Entschiedenheit, dass die Anschauungen, welche zur Erklärung der geheimnissvollen Vorgänge des pflanzlichen Lebens ausgesprochen werden, einem wirklich vorhandenen geistigen Bedürfnisse Rechnung tragen, und dass dieselben nicht aus der Luft gegriffen, sondern in unmittelbarster Anlehnung an thatsächliche Verhältnisse entwickelt werden.

Ich bin der Meinung, dass die Hypothese, wonach die Proteinstoffe des Plasma in stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper zerfallen, heute in der That den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit für sich in Anspruch nehmen darf, und ich will versuchen, diese meine Ueberzeugung näher zu begründen. Zu diesem Zweck möchte ich zunächst auf einige Ergebnisse hinweisen, zu denen man bei

dem Studium der Stoffwechselprocesse im animalischen Organismus gelangt ist.

Indem man zunächst davon ausging, dass die verschiedenen im thierischen Organismus vorkommenden Stoffe im Allgemeinen auch als solche von aussen aufgenommen werden müssten, glaubte man den Fettgehalt des Thierkörpers auf das Fett, welches in den Pflanzen producirt worden, zurückführen zu müssen. Boussingault[1]) hat diese Ansicht z. B. lange vertreten. Weiterhin hat dann Liebig in seinem bekannten Buche: „Die organische Chemie in ihrer Anwendung auf Physiologie und Pathologie" die Ansicht vertreten, dass den Kohlehydraten eine bedeutsame Rolle bei der Fettbildung im Thierkörper zuzuschreiben sei, und er stützt sich bei der Begründung seiner Anschauungen unter Anderm auf die Resultate gewisser Beobachtungen von Huber, wonach Bienen bei ausschliesslicher Fütterung mit Honig und Zucker fortdauernd Wachs produciren, und auf die Thatsache, dass das Fett der Nahrung nicht immer genügt, den Fettansatz im Organismus zu erklären. So schien die Frage, um die es sich hier handelt, in sehr befriedigender Weise gelöst zu sein. Aber nach und nach tauchten doch wieder Zweifel an der Richtigkeit der Ansicht auf, wonach die Kohlehydrate das Material für die Fettbildung liefern sollen, und vor allen Dingen hat sich Voit auf Grund sehr sorgfältig durchgeführter Untersuchungen dahin ausgesprochen, dass nicht den Fetten oder den Kohlehydraten, sondern den Eiweissstoffen der Nahrung der Thiere die grösste Bedeutung für den Process der Fettbildung im Organismus beizumessen sei. Erwägungen allgemeiner Natur führen zu der Ansicht, dass die Kohlehydrate im Thierkörper ein für die Fettbildung wenig geeignetes Material repräsentiren, während die Annahme, wonach das Fett aus den Eiweissstoffen entsteht, schon von vornherein viel Wahrscheinlickeit für sich hat. Und überdies ist der Nachweis geliefert worden, dass der im Thierkörper thatsächlich erfolgte Fettansatz niemals so gross ist, dass er nicht aus dem verfütterten Fett und dem im Organismus zersetzten Eiweiss allein abgeleitet werden könnte.

---

1) Vgl. Boussingault: Die Landwirthschaft in ihrer Beziehung zur Chemie, Physik und Meteorologie. Deutsch von Graeger, 1845. Bd. 2 S. 310.

[illegible] dass sie
[illegible] Erfahrungs-
[illegible] flüchtigen Ver-
[illegible] wieder in
[illegible] Ausscheidungs-
[illegible] Ansicht, dass das
[illegible] Spal-
[illegible] Hippursäure)
[illegible] Fett auf-
[illegible] zu denen die
[illegible] werden.
[illegible] der Oxy-
[illegible] Magen. Mag
[illegible] dass
[illegible] Fettbil-
[illegible] sämmtliche
[illegible] Fett-
[illegible] der
[illegible]

[illegible]

westen, zu 94—97 pCt. aus Fettsäuren. Ebenso soll sich Fett aus reinem, ausgewaschenem Blutfibrin bilden, wenn dasselbe längere Zeit bei niederer Temperatur in Wasser, welches oft erneuert wird, verweilt.

Ferner ist mehrfach darauf aufmerksam gemacht worden, dass der Fettgehalt der Milch beim Stehen derselben (indem ein Theil des Caseins das Material zur Fettbildung liefert) zunimmt und Saubatin erhielt z. B. bei bezüglichen Untersuchungen die folgenden Ergebnisse.

Fettprocent	
der frischen Milch.	der gestandenen Milch.
3,17	3,49
1,99	2,27
4,82	5,63
3,14	3,56
4,04	4,28

Ferner ist die pathologische Erscheinung der fettigen Degeneration gewisser Zellen im thierischen Organismus bekannt. Derartigen Processen können die Zellen der Lungenbläschen, die Epithelzellen der Nieren, die Zellen der Leber und der Muskeln etc. unterliegen. Die Degeneration der Zellen kann dabei zuweilen (bei neugeborenen Ferkeln), wie Wollny und andere[1]) beobachtet haben, so weit fortschreiten, dass eine fast vollständige Verfettung sämmtlicher Muskeln und Drüsen eintritt.

Endlich ist hier nicht zu übersehen, dass die Eiweisskörper, wenn sie ausserhalb des Organismus mit verschiedenen Reagentien behandelt werden, neben stickstoffhaltigen auch stickstofffreie Zersetzungsproducte liefern.[2])

Wollte man aber selbst den sämmtlichen hier berührten Verhältnissen keine Bedeutung für die Begründung der Anschauung, wonach die Proteinstoffe in den Pflanzenzellen eine Dissociation in stickstoffhaltige und stickstofffreie Substanzen erfahren, beimessen,

1) Vgl. Wollny: Ueber Fett- und Fleischbildung. S. 14.

2) Man vgl. hierüber: Schützenberger, Chem. Centralblatt, 1875, sowie **Hlasiwetz** und Habermann, Journal für pract. Chem., neue Folge. Bd. 7, **S. 397.**

so lässt sich doch der Umstand, wie ich meine, mit aller Bestimmtheit beweisen, dass die Eiweisskörper in der That in der angedeuteten Weise zerfallen. Wenn man nämlich Keimpflanzen oder andere Gewächse längere Zeit im Dunkeln verharren lässt, so häufen sich die Zersetzungsproducte der Eiweissstoffe (Säureamide und Amidosäuren) oft in sehr bedeutenden Quantitäten in den Untersuchungsobjecten an. Setzt man dieselben nun aber dem Einflusse des Lichtes aus, so verschwinden die Säureamide sowie die Amidosäuren mehr und mehr aus den Pflanzenzellen; es erfolgt eine Regeneration von Proteinstoffen. Man könnte die Eiweissneubildung als im Zusammenhange mit einer unmittelbaren Wirkung der Lichtstrahlen stehend betrachten. Dass diese Auffassung aber nicht die richtige ist, geht mit aller Bestimmtheit aus den schönen Untersuchungen Pfeffer's [1] hervor, wonach die Proteinstoffregeneration im Lichte nur bei Gegenwart hinreichender Kohlensäuremengen, also nur dann möglich ist, wenn die chlorophyllhaltigen Zellen im Stande sind, ihre assimilatorische Wirkung geltend zu machen. Wenn aber die Proteinstoffneubildung aus Säureamiden und Amidosäuren nur unter Vermittelung hinreichender Quantitäten stickstofffreier Verbindungen in den Pflanzenzellen vor sich gehen kann, so scheint es mir unzweifelhaft, dass die Bildung der Säureamide und Amidosäuren [illegible] Gewächsen [illegible] ist.

[illegible]

[illegible]

[illegible]

physiologischen Processe von weit verwickelterer Natur als diejenigen sind, welche wir sonst zu beobachten Gelegenheit haben, und dass die wunderbare Verknüpfung der Atome in den lebendigen Zellen eben das Zustandekommen solcher chemischer und physikalischer Erscheinungen im Organismus ermöglichen kann, die ausserhalb desselben, weil hier eben die geeigneten Bedingungen fehlen, nicht zu Stande kommen.

Die Dissociation der Proteinstoffe des Plasma ist als ein chemischer Act aufzufassen. Aber der Modus der Zersetzung ist ein ganz merkwürdiger und für den Organismus charakteristischer.

Es ist, wie ich meine, durchaus gerechtfertigt, mit Pflüger[1]) einen Unterschied zwischen todten und lebendigen Eiweissmolecülen zu constatiren. Die Atome der ersteren befinden sich im Zustande eines stabilen Gleichgewichts; die Anziehungskräfte, welche sich zwischen den einzelnen Atomen geltend machen, sind von erheblicher Grösse und daher erfolgt nur auf besondere Veranlassung eine Zersetzung der todten Eiweissmolecüle. Ganz anders verhalten sich die lebendigen Eiweissmolecüle. Ihre Atome befinden sich in einem Zustande fortdauernder lebhafter intramolecularer Bewegung. Wie man an der Cyanwasserstoffsäure eine Selbstzersetzung beobachtet, so ist ebenfalls den lebendigen Eiweissmolecülen eine solche Selbstzersetzung in noch viel höherem Masse eigenthümlich, und damit ist die Bedingung zum Zustandekommen solcher chemischer Processe im Organismus gegeben, die ausserhalb desselben gar nicht oder nur unter ganz anderen Umständen zur Geltung kommen können.

Nach der Vorstellungsweise Pflüger's können die lebendigen Molecüle unter Umständen eine ganz bedeutende Grösse erreichen (Riesenmolecüle). Es ist nach der Meinung des genannten Forschers durchaus nicht unmöglich, dass z. B. das ganze Nervensystem eines thierischen Organismus ein einziges solches Riesenmolecül repräsentirt. Dem pflanzenphysiologischen Bedürfnisse ist nach meiner Ansicht vollkommen Rechnung getragen, wenn man jedes Tagma des Plasma für sich als ein lebendiges Eiweissmolecül betrachtet, und

---

1) Vgl. Pflüger, Archiv für die gesammte Physiologie. 1875. Bd. 10 S. 300.

von diesem Gesichtspunkte aus erscheint es mir zweckmässig, die Tagmen des Protoplasma als L e b e n s e i n h e i t e n zu bezeichnen. Diese lebendigen Eiweissmolecüle oder Lebenseinheiten des Plasma sind als die Träger der gesammten Lebenserscheinungen anzusehen. Ihre Atome befinden sich fortdauernd im Zustande lebhafter Bewegung, und damit ist die Bedingung für das Zustandekommen einer Selbstzersetzung der Lebenseinheiten gegeben, die geradezu als das innerste Wesen des Lebensprocesses selbst aufgefasst werden muss.[1]

Wenn man in Erwägung zieht, dass die Atome der Lebenseinheiten eine energische intramoleculare Bewegung unterhalten, so wird man angesichts des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft zu der Ueberzeugung geführt, dass die Entstehung der Lebenseinheiten mit einem bedeutenden Verbrauch irgend einer Kraft verbunden sein muss. Diese Kraft geht selbstverständlich nicht verloren, sie häuft sich auch nicht als potencielle Energie in den Lebenseinheiten an, sondern sie tritt eben, indem die Atome der lebendigen Molecüle eine lebhafte Bewegung unterhalten, als lebendige Kraft auf. Beachtet man dies, so werden dadurch verschiedene arge Missverständnisse, die in neuerer Zeit in der Physiologie zum Vorschein gekommen [illegible] W[illegible] geschafft.

[illegible] folgenden [illegible]

[illegible] der Nah- [illegible] Werthes, [illegible] Dampfkessel [illegible]

[illegible]

Körper, oder der Albumine in den Nahrungsmitteln, und für die Schlüsse, welche Frankland daraus zog, zur Beurtheilung ihres Werthes als Krafterzeuger."

Voit[1]) äusserte sich wie folgt über Liebig's Ansichten:

„Diese Ideen Liebig's beruhen auf Missverständnissen. Wenn wir mit dem Calorimeter die sogenannte latente Wärme bestimmen, so erfahren wir, wenn anders die Apparate in Ordnung sind, die Differenz der Spannkraft des ursprünglichen Stoffes und der Spaltungsproducte; sind demnach die Anfangsglieder und die Endproducte in chemischer und physikalischer Beziehung die gleichen, so müssen wir die gleiche Wärmemenge erhalten, mag der Uebergang alsbald erfolgt sein, oder tausende von Zwischenstufen durchlaufen worden sein, mag er durch eine sogenannte Verbrennung oder durch eine Spaltung unter allmählicher Bildung sauerstoffreicherer Producte geschehen sein. Wir suchen ja die Calorimeter so herzustellen, dass die ganze Spannkraftdifferenz in Wärmebewegung verwandelt wird, und wenn ein Theil der Spannkraft zuerst in einer anderen Form der Bewegung, z. B. in mechanischer Bewegung, electrischer Bewegung etc. etc. übergehen sollte, so suchen wir sie auch als Wärme zu gewinnen, oder wir suchen diese Bewegung zu messen und in Wärme umzurechnen; ist dies nicht geschehen oder nicht möglich, so ist eben der Apparat und die Methode unbrauchbar. Sollte bei dem Uebergang in allerlei Verbindungen auch zur Ueberwindung von Widerständen (in Verbindungsarbeit) Wärme nöthig gewesen sein, so wird diese, weil sie in den Zwischenproducten als Spannkraft rückständig bleibt, immer wieder gewonnen, sobald schliesslich die gleichen Endproducte vorhanden sind."

Fasst man einerseits die gesammte in den Nahrungsmitteln der Thiere aufgespeicherte Spannkraft und andererseits die Arbeit, welche der animalische Organismus zu leisten im Stande ist, in's Auge, so wird man den Bemerkungen Voit's gegen Liebig nur beistimmen können. Ebenso kann der gesammten in den organischen Verbindungen der Pflanze angesammelten Spannkraft nur eine Gesammtmenge actueller Energie entsprechen, welche jener Spannkraft genau äquivalent ist.

---

1) Vgl. Voit, Zeitschrift für Biologie. Bd. 6 S. 322.

Aber vielleicht schwebte Liebig, als er jene Worte niederschrieb, ein ganz anderer Gedanke, als man auf den ersten Blick glauben möchte, vor; vielleicht hat er mit seinen Bemerkungen eine Idee ahnungsvoll angedeutet, die von hoher Bedeutung wird, wenn man den Unterschied zwischen todten und lebendigen Eiweissmolecülen gelten lässt. Wenn nämlich die Atome der todten Molecüle in einem Zustande relativer Ruhe verharren, die Atome der Lebenseinheiten aber eine sehr lebhafte intramoleculare Bewegung zeigen, so müssen die Kräfte, mit denen die letzteren begabt sind, viel bedeutender sein, wie diejenigen eines entsprechenden Quantums todter Eiweissmolecüle.[1]) Nach alledem ist es klar, dass bei der Bildung lebendiger Eiweissmolecüle in der Pflanze ein erheblicher Kraftverbrauch erfolgen muss, und da der Vorgang der Eiweissbildung auf Kosten stickstoffhaltiger Körper (Salpetersäure, Asparagin etc.) und stickstofffreier Verbindungen nicht nur unter dem Einflusse des Lichts, sondern ebenso im Dunkeln erfolgen kann, so ist einleuchtend, dass die in den Pflanzenzellen zur Geltung kommenden Oxydationsprocesse sowie gewisse Dissociationsvorgänge die erforderlichen Kräfte liefern müssen. Wenn in den Pflanzen auf gewöhnlichem Wege aus Salpetersäure und Kohlehydraten neue Proteinstoffquantitäten entstehen, so werden schon in Folge der partiellen Oxydation, der die stickstofffreien Körper unterliegen, Kräfte gewonnen, welche sich an der Bildung der Lebenseinheiten betheiligen können. In den assimilirenden Pflanzen kommt aber natürlich nach und nach die Anhäufung bedeutender Spannkräfte zu Stande, weil das Licht für dieselben als eine reichlich fliessende Quelle zur Gewinnung actueller Energie anzusehen ist. Anders, wenn wir es mit Organismen zu thun haben, die nicht assimilatorisch thätig sind oder überhaupt nicht assimiliren können. In solchen Pflanzen wird natürlich, wenn denselben nicht organische Stoffe von aussen zugeführt werden, niemals eine Erhöhung des ursprünglichen Kraftvorraths erfolgen. Ebenso wird der gesammte Kraftvorrath, der in nicht assimilirenden Pflanzen und einer gegebenen zur Ernährung derselben dienenden Quantität organischer Stoffe vorhanden ist, niemals, auch dann nicht, wenn

1) Ich hoffe daher auch alsbald auf experimentellem Wege den Nachweis liefern zu können, dass bei künstlich herbeigeführter Tödtung von Pflanzenzellen Kräfte (Wärme) frei werden.

die Pflanzen wachsen und sich vermehren, eine Steigerung erfahren, sondern stets mehr und mehr vermindert werden. Ein derartiges Verhältniss macht sich z. B bei dem Verlaufe der alkoholischen Gährung in deutlichster Weise geltend, und dasselbe ist bei den durch Bacterien hervorgerufenen Fäulnissprocessen der Fall. Die Entstehung neuer Lebenseinheiten des Plasma ist an die Pflanzen gebunden und an die Gegenwart stickstoffhaltiger Körper (z. B. der Salpetersäure), sowie stickstofffreier organischer Verbindungen. Es unterliegt kaum einem Zweifel, dass ebenfalls die Bacterien im Stande sind, auf die angedeutete Weise Proteinstoffe zu erzeugen, aber vielleicht sind dieselben überdies noch befähigt, die Lebenseinheiten in wesentlich anderer Art zu produciren, wie dies im Allgemeinen in den höheren Pflanzen zu geschehen pflegt.

Bei der Fäulniss der Eiweissstoffe werden bekanntlich Fettsäuren, Leucin, Tyrosin etc. erzeugt. Ich sehe diese Stoffe als Dissociationsproducte der Lebenseinheiten des Plasma der Bacterien an. Die Entstehung der genannten Körper ist selbstverständlich mit der Freiwerdung erheblicher Kraftmengen verbunden, denn es hört ja einerseits die intramoleculare Bewegung in den Lebenseinheiten, denen sie ihr Dasein verdanken, auf, und andererseits werden durch den Dissociationsprocess Spannkräfte ausgelöst. Als Kraftäquivalent tritt zunächst Wärme auf; es ist aber sehr wohl möglich, dass ein bestimmter Antheil der Kraft dazu Verwendung findet, die in der faulenden Flüssigkeit vorhandenen todten Eiweissmolecüle in lebendige Eiweissmolecüle oder Lebenseinheiten des Plasma der Bacterien zu verwandeln. Eine einzige zerfallende Lebenseinheit entwickelt schon so viele Kräfte, um die Atome vieler todten Eiweissmolecüle in lebhafte intramoleculare Bewegung zu versetzen, und das Wachsthum sowie die enorme Vermehrung der Bacterien in fäulnissfähigen Flüssigkeiten fände damit eine einfache Erklärung. Solche Betrachtungen, wie sie hier angestellt worden sind, verdienen gewiss ebenfalls Beachtung, wenn es sich darum handelt, die Frage zu entscheiden, in welcher Weise die Neubelebung der Peptone zu Stande kommt, die den Zellen saprophytisch oder parasitisch lebender Pflanzen von aussen, den sich entwickelnden Keimtheilen aus den Reservestoffbehältern oder den wachsenden Zellen vieler Pflanzen unter Vermittelung der Weichbastelemente zugeführt werden. Auch hier

können die Atome der todten Molecüle durch freiwerdende Kräfte, die vielleicht in manchen Fällen in Folge normaler Athmung gewonnen werden mögen, in lebhafte Bewegung gerathen und auf diese Weise zur Bildung neuer Lebenseinheiten des Plasma beitragen oder das Wachsthum bereits vorhandener Lebenseinheiten steigern.

Nach diesen Betrachtungen über die Entstehung der Lebenseinheiten, auf die wir übrigens im dritten Abschnitt dieser Abhandlung zurückkommen, drängt sich weiter die Frage nach der Art und Weise, in der die Dissociation der Lebenseinheiten erfolgt, in den Vordergrund. Zwar kann ich hier noch nicht dazu übergehen, meine Ansichten über den Zerfall der lebendigen Eiweissmolecüle eingehend zu begründen, aber ich will den in Rede stehenden Process doch wenigstens im Ganzen und Grossen bereits an dieser Stelle charakterisiren.

Man wird sich gewiss nicht täuschen, wenn man sich der Vorstellung hingiebt, dass die lebhafte intramoleculare Bewegung der Atome in den Lebenseinheiten aller Pflanzenzellen stets in annähernd derselben Weise von Statten geht. Danach dürften auch die Producte, welche aus dem Processe der Selbstzersetzung der lebendigen Eiweismolecüle oder der Dissociation der Lebenseinheiten resultiren, im Allgemeinen in allen Fällen die nämlichen sein, und ich bin der Meinung, dass die in Rede stehenden Zersetzungsprocesse unter normalen Verhältnissen vor allen Dingen zunächst zur Bildung von Säureamiden und Amidosäuren sowie einer stickstofffreien Substanz von der Zusammensetzung der Glycose führen. Aber wenngleich die Lebenseinheiten verschiedener Pflanzen auch in sehr vieler Hinsicht ein analoges Verhalten zeigen, so darf doch keineswegs vorausgesetzt werden, dass die sämmtlichen lebendigen Eiweissmolecüle eine durchaus gleichartige Beschaffenheit aufweisen. Vielmehr scheint die Thatsache, dass die Producte des Stoffwechsels in den verschiedenen Pflanzenspecies so sehr mannigfaltiger Natur sind, zu der Annahme zu zwingen, dass ebenfalls den Lebenseinheiten der Zellen der einzelnen Pflanzenarten gewisse Eigenthümlichkeiten zukommen. Diese Eigenthümlichkeiten bedingen es aber, dass z. B. in manchen Pflanzen, abgesehen von den erwähnten allgemein auftretenden stickstoffhaltigen sowie stickstofffreien Dissociationsproducten, noch Alkaloide als Erzeugnisse der Selbstzersetzung der Lebenseinheiten entstehen,

während in anderen Gewächsen Glycoside oder Bitterstoffe etc. als Nebenproducte des Stoffwechsels auftreten.

Aus Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff und Sauerstoff können, je nach der Menge der sich vereinigenden Atome und je nach der Art und Weise der Gruppirung derselben, unendlich viele organische Verbindungen entstehen. Ebenso können wir uns vorstellen, dass dieselben Elemente in den einzelnen Pflanzenspecies zur Bildung verschiedener, wenngleich sich der Hauptsache nach ähnlich verhaltender lebendiger Eiweissmolecüle oder Lebenseinheiten zusammentreten. Den Lebenseinheiten verwandter Pflanzen dürfte ferner ein grösserer Grad der Aehnlichkeit als denjenigen weniger nahe mit einander verwandter Organismen zukommen, und diese Anschauung würde Anhaltspunkte zur Erklärung der Thatsache darbieten, dass in sehr vielen Fällen die in verwandten Pflanzenarten zur Geltung kommenden Stoffwechselprocesse keine erheblichen Unterschiede erkennen lassen.

Wir werden weiter unten specieller zeigen, dass, wenn in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten stickstoffhaltige und stickstofffreie Körper gebildet worden sind, diese letzteren unter normalen Verhältnissen durch den Sauerstoff der Luft oxydirt werden. Ist dagegen der Sauerstoffzutritt zu den Pflanzenzellen ausgeschlossen, so fallen die stickstofffreien Spaltungsproducte der lebendigen Eiweissmolecüle weiteren Zersetzungen in Folge der noch vorhandenen lebhaften Bewegung der Atome anheim, aber auch hier verlaufen die zur Geltung kommenden Processe keineswegs in allen Fällen in derselben Weise.

Alle lebenden Pflanzenzellen scheinen im Stande zu sein, bei Sauerstoffabschluss Alkohol zu erzeugen, aber während die stickstofffreien Dissociationsproducte der Lebenseinheiten der Hefezellen z. B. sehr viel Alkohol liefern, so entsteht, wenn die Zellen höherer Gewächse bei Luftabschluss verharren, relativ wenig Alkohol. In einigen Fällen, z. B. bei dem Zustandekommen der durch Schizomyceten verursachten Buttersäuregährung, wird in Folge der Dissociation der stickstofffreien Atomgruppen, die durch Spaltung der Lebenseinheiten entstanden, unter anderem Wasserstoff erzeugt. Aehnliches ist der Fall, wenn gewisse höhere Pilze dem Einfluss des freien Sauerstoffs entzogen werden.

Müntz[1]) hat Hutpilze in sauerstofffreien Räumen belassen und die zur Geltung kommenden Zersetzungsprocesse genauer studirt. Einige Hutpilze (z. B. Agaricus sulfurens) enthalten von Zuckerarten nur Trehalose ($C_{12}H_{22}O_{11} + 2H_2O$), andere (z. B. Agaricus campestris) nur Mannit ($C_6H_{14}O_6$), also einen Körper, der reicher an Wasserstoff als die Kohlehydrate sind. Alle Hutpilze liefern bei Sauerstoffabschluss Alkohol; als gasförmig auftretende Zersetzungsproducte liefern die Pilze, in denen Trehalose vorkommt, nur Kohlensäure, während die Gegenwart des Mannits in den Zellen der Pilze überdies zur Freiwerdung von Wasserstoff führt.

Die Energie, mit welcher der Zerfall der Lebenseinheiten erfolgt, ist durchaus nicht unter allen Umständen dieselbe. Zumal wirkt die Temperatur beschleunigend auf den Dissociationsprocess ein, und in Folge dessen werden die Oxydationsprocesse, denen die stickstofffreien Zersetzungsproducte der lebendigen Eiweissmolecüle bei Zutritt des freien Sauerstoffs unterliegen, bei höherer Temperatur ebenfalls schneller als bei niederer stattfinden können. Höhere Temperatur muss demnach die Kohlensäureproduction der Pflanzen steigern und ebenso einen sehr wesentlichen Einfluss auf den Trokensubstanzverlust der Gewächse geltend machen. Es ist mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden, die Beziehungen, welche zwischen der Höhe der constant erhaltenen Temperatur einerseits und den Kohlensäuremengen, welche von bestimmten Pflanzen ausgegeben werden, andererseits, genau zu ermitteln. Die Untersuchungen über diesen Gegenstand sind noch keineswegs zu einem befriedigenden Abschlusse gelangt. Dagegen hat man mit aller Bestimmtheit die Abhängigkeit der Kohlensäurebildung von der Temperatur in den Pflanzenzellen im Allgemeinen auf experimentellem Wege constatiren können, und meine mit den Keimpflanzen von Brassica Napus durchgeführten Beobachtungen zeigen z. B. deutlich, dass höhere Temperatur die Kohlensäurebildung beschleunigt.[2]) Ebenso habe ich mich durch Untersuchungen, die unter Anwendung aller Vorsichtsmassregeln ausgeführt worden sind, davon überzeugen können, dass eine höhere

---

1) Vgl. Müntz, Annal. de chim. et de physique. 1876. Ser. 5. T. 8 p. 67.

1) Vgl. Detmer: Physiolog.-chem. Untersuchung über die Keimung etc. 1875. S. 23.

Temperatur, der Pflanzen ausgesetzt werden, einen erheblich grösseren Trockensubstanzverlust der Untersuchungsobjecte als niedere Temperatur zur Folge hat, und dass die Wirkung höherer Temperatur während kurzer Zeit gleichbedeutend ist mit derjenigen Wirkung, die niedrige Temperatur während längerer Zeit auf den vegetabilischen Organismus ausübt.[1])

Wenn die auf die Pflanzenzellen einwirkende Temperatur eine gewisse Grenze überschreitet, so wird die Lebensfähigkeit der Gewächse vernichtet. Wir können uns vorstellen, dass die höhere Temperatur die intramoleculare Bewegung die Atome der Lebenseinheiten derartig steigert, dass dieselben gänzlich von einander losgerissen werden, ein Vorgang, der natürlich eine völlige Zerstörung der Lebenseinheiten zur Folge haben muss.

III. Ueber Athmungs- und Gährungserscheinungen.

Bis in die neueste Zeit legte man eigentlich nur der normalen Athmung der Pflanzen eine erhebliche Bedeutung bei. Es war bekannt, dass die Pflanzenzellen in Contact mit atmosphärischer Luft Sauerstoff aufnehmen und dafür Kohlensäure aushauchen. Allerdings ist bereits früher beobachtet worden, dass die Pflanzen nicht in allen Fällen eine Kohlensäurequantität ausgeben, deren Volumen dem Volumen der absorbirten Sauerstoffmenge genau entspricht; vielmehr fand man, dass z. B. fettreiche Samen bei der Keimung relativ sehr viel Sauerstoff aufnehmen und dafür nur relativ wenig Kohlensäure abscheiden. Es ist ebenfalls bereits vor längerer Zeit beobachtet worden, dass Pflanzenzellen selbst in einem sauerstofffreien Raume Kohlensäure produciren können. Dieser letzteren Thatsache hat man neuerdings ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet, und vor allen Dingen dürfte die Veranlassung dazu wohl durch die merkwürdigen Resultate gegeben worden sein, welche Lechartier und Bellamy[2]) bei Gelegenheit gewisser, hier wenigstens kurz zu erwähnender Untersuchungen gewannen.

---

1) Vgl. Detmer: Wollny's Forschungen. Bd. 2 Heft 3.

2) Vgl. Lechartier und Bellamy, Compt. rend. T. 69 p. 466, T. 75 p. 1203, T. 79 p. 1008.

Die genannten Forscher brachten frische Früchte, Samen und Blätter in eine abgesperrte, sauerstoffhaltige Atmosphäre. Der freie Sauerstoff wurde zunächst verzehrt; als dies geschehen war, hörte die Kohlensäurebildung aber nicht auf, sondern sie ging im Gegentheil lebhaft weiter, und überdies wurde von den Pflanzenzellen, was ganz besonders wichtig erscheint, Alkohol gebildet. Die Zellen der Untersuchungsobjecte gingen in dem sauerstofffreien Raum allmählich zu Grunde. Die Versuche mit Samen haben gezeigt, dass dieselben, indem sie ihre Lebensfähigkeit mehr und mehr verlieren, nach und nach eine bedeutende Einbusse ihrer Keimfähigkeit erfahren.

Ganz ähnliche Versuche, wie sie hier soeben angeführt worden sind, hat man neuerdings häufiger ausgeführt. So ist dies z. B. von Brefeld[1]) geschehen, und einige speciellere Angaben über die von diesem Forscher gewonnenen Resultate sollen hier zur Kenntniss gebracht werden.

Werden Weinbeeren in einen sauerstofffreien Raum gebracht, so beginnt alsbald eine lebhafte Kohlensäureentwickelung. Diese dauert 12—14 Tage ungeschwächt fort; dann wird sie allmählich schwächer, um schliesslich nach 6—8 Wochen völlig aufzuhören. Die Beeren sehen jetzt noch immer grün aus, wie zu Anfang des Versuchs. An die Luft gebracht, verändert sich ihr Aussehen aber sehr schnell. Nach Abschluss der Versuche zeigen die Beeren einen sehr aromatischen Geruch. In ihren Zellen hat sich eine Säure gebildet. Die gebildete Alkoholmenge ist, auf das Gewicht der ursprünglich angewandten Beeren berechnet, = $1\frac{1}{2}$—2 pCt. Der Alkohol ist reich an aromatischen Verbindungen, besonders aber an Fuselöl.

Weitere Versuche führte Brefeld unter Benutzung von Keimpflanzen aus. Bei Weizen und Gerste dauerte die Gasentwickelung 5—6 Wochen. Die gebildete Kohlensäuremenge betrug die 7—8fache Menge des Volumens der Früchte. Die Menge des Alkohols, auf das Trockengewicht der Untersuchungsobjecte bezogen, betrug 2—3 pCt. Ebenso producirten Blätter, Blüthen sowie Stengelgebilde bei Abschluss des Sauerstoffs stets mehr oder minder grosse Kohlensäure- und Alkoholmengen. Besonders zu beachten ist noch der Umstand, dass die Alkoholbildung unter den angegebenen Umstän-

1) Vgl. Brefeld, Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5 S. 325.

den, mochten die Versuche mit Früchten, Keimlingen, Blättern oder sonstigen Pflanzentheilen durchgeführt werden, stets von der Bildung grösserer Mengen aromatischer Körper begleitet war, und dass der Alkohol stets einen erheblichen Gehalt an Fuselöl zeigte.

Die in Vorstehendem angeführten Beobachtungsresultate sind für die Physiologie von so erheblicher Bedeutung geworden, weil sie erkennen lassen, dass die Zellen höherer Gewächse im Stande sind, unter gewissen Umständen bei völliger Abwesenheit des eigentlichen Hefepilzes[1]) Erscheinungen hervorzurufen, die mit denjenigen in der That die grösste Aehnlichkeit besitzen, welche bei gewöhnlicher Gährung zur Geltung kommen. Es ist noch mit Nachdruck darauf hinzuweisen, dass die Zellen der höheren Gewächse, wenn sie Alkohol erzeugen, niemals wachsen. Ebenso wichtig ist die Thatsache, dass nur lebende Zellen Gährungsphänomene hervorrufen können. Brefeld hat vielfach auf irgend eine Weise getödtete Zellen in sauerstofffreie Räume gebracht; unter solchen Umständen machen sich aber niemals Gährungserscheinungen geltend.

Ein ganz ähnliches Verhalten wie die Zellen höherer Pflanzen zeigen ebenfalls die Zellen der meisten Pilze. Sie sind nicht im Stande, bei Sauerstoffabschluss zu wachsen, aber sie vermögen unter diesen Umständen Alkoholbildung hervorzurufen. Ganz anders verhalten sich dagegen die Zellen des eigentlichen Hefepilzes (Sacharomyces cerevisiae) sowie diejenigen des Mucor racemosus, und die bekannten Arbeiten Pasteur's, Liebig's und Brefeld's über die Gährungserscheinungen haben vor allen Dingen zu den folgenden hier kurz zu erwähnenden Hauptresultaten geführt:

Wenn die Hefezellen (Sacharomyces und Mucor) in zuckerhaltigen Flüssigkeiten mit sehr bedeutenden Sauerstoffmengen in Wechselwirkung gerathen, so machen sich keine Gährungserscheinungen geltend[2]); dagegen wachsen die Pflanzenzellen lebhaft. Mit vermin-

1) Um die Hefezellen, welche den Pflanzentheilen, mit denen Brefeld experimentirte, vielleicht äusserlich anhaften konnten, zu vernichten, wurden die Untersuchungsobjecte mit einer Auflösung von schwefelsaurem Kupferoxyd in Contact gebracht.

2) Einige Angaben C. v. Nägeli's (vergl. Theorie der Gährung, 1879, S. 25) scheinen im Widerspruch mit diesem Resultat der Untersuchungen Brefeld's zu stehen. Den Angaben Nägeli's gegenüber lassen sich aber verschiedene Bedenken geltend machen.

dertem Sauerstoffzutritt zu den Hefezellen beginnt die Gährung. Sie wird immer lebhafter, und bei völligem Sauerstoffabschluss erregen die Zellen sehr lebhafte Gährung und wachsen gleichzeitig. Als Producte der Gährung sind vor allen Dingen Alkohol und Kohlensäure anzusehen. Wenn die Hefezellen sehr lange in einer zuckerhaltigen Flüssigkeit verharren, ohne mit freiem Sauerstoff in Wechselwirkung zu gerathen, so hört ihr Wachsthum schliesslich auf. Der Gährungsprocess schreitet indessen weiter fort. Diese Gährung ist aber nicht mehr identisch mit derjenigen, welche verbunden mit dem Wachsthum der Zellen zur Geltung kommt. Sie trägt vielmehr denselben Charakter wie diejenige, welche zum Vorschein kommt, wenn die Zellen anderer Pflanzen bei völligem Sauerstoffabschluss verharren. Die Hefezellen sterben allmählich ab und neben Alkohol sowie Kohlensäure werden zumal aromatisch riechende Verbindungen sowie Fuselöl gebildet. Schliesslich steht der Gährungsprocess still; die Hefezellen sind dann abgestorben.

Die hier zur Kenntniss gebrachten Thatsachen beanspruchen ein sehr hohes physiologisches Interesse. Vor allen Dingen haben die Resultate, welche über die Gährungserscheinungen im Pflanzenreich ermittelt worden sind, eine grosse Bedeutung für die Lehre von der Pflanzenathmung, und es ist durchaus natürlich, dass man bereits den Versuch gemacht hat, die Athmungserscheinungen der Gewächse von ganz anderen Gesichtspunkten aus, wie dies bisher geschehen, aufzufassen.

Es hat sich namentlich neuerdings immer um die Frage gehandelt, ob die Kohlensäure, welche die Pflanzen ausscheiden, als ein Product normaler oder innerer Athmung aufzufassen sei. Brefeld[1]) hat bei der Entwickelung seiner Anschauungen über den Athmungsprocess stets die normale Athmung in den Vordergrund gestellt, und nach der Auffassung des genannten Forschers unterhalten selbst die Hefezellen, welche bei völligem Abschluss des freien Sauerstoffs Gährungserscheinungen hervorrufen, normale Athmung.

Das Wesentliche der Anschauung Brefeld's besteht darin, dass er sich den Vorgang der Gährung in zwei nach einander verlaufende Processen zerlegt, nämlich in einen Reductions- und einen

---

1) Vgl. Brefeld: Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 5 S. 299.

Oxydationsvorgang. „Man kann sich von diesen Vorgängen eine Vorstellung machen, wenn man sich denkt, dass durch die in den lebenden Zellen wirkenden chemischen Kräfte dann, wenn freier Sauerstoff fehlt, ein Stoff erzeugt wird, welcher eine so grosse Anziehung zum Sauerstoff besitzt, dass er die Kraft zu überbieten vermag, mit welcher der Sauerstoff im Zucker festgehalten ist. Der Zucker erleidet so einen Reductionsprocess, dessen Ausgangspunkt Alkohol ist. Der mit der Reduction des Zuckers zugleich eingeleitete Oxydationsprocess führt weiterhin zu Neubildungen, wie sie für das Leben der Zellen, event. für Wachsthum und Vermehrung der Zellen erforderlich sind. Die hierzu nothwendigen Kräfte werden in der Summe fortgesetzter Oxydationsprocesse frei, für welche der aus dem Zucker eingeführte Sauerstoff seine weitere Verwendung findet. Der Ausgangspunkt dieser Oxydationsvorgänge ist, wie bei der Athmung, Kohlensäure." Nach Brefeld wird demnach das Wachsthum von Pflanzenzellen bei Mangel des freien Sauerstoffs durch einen Vorgang vermittelt, der in der That die grösste Aehnlichkeit mit dem Processe der gewöhnlichen normalen Athmung besitzt, ja sogar principiell in keiner Weise von demselben verschieden erscheint.

Pfeffer[1]) hat sich in einer kürzlich veröffentlichten Abhandlung gegen die von Brefeld geltend gemachten Ansichten ausgesprochen. Er ist nicht der Meinung, dass Alkohol und Kohlensäure, die bei der Gährung entstehen, in Folge eines Reductions- und Oxydationsprocesses gebildet werden, sondern er sieht die genannten Körper als Spaltungsproducte des Zuckers an. Ferner ist Pfeffer der Ansicht, dass derartige Spaltungsvorgänge, wie sie stickstofffreie Verbindungen in den Hefezellen erfahren, überhaupt in jeder lebenden Zelle unter allen Umständen zur Geltung kommen. Bei Zutritt des freien atmosphärischen Sauerstoffs schreitet die Dissociation nur nicht bis zur Bildung von Alkohol und Kohlensäure fort, vielmehr werden bereits die intermediären Zersetzungsproducte unter Vermittelung des Sauerstoffs theilweise zu Kohlensäure und Wasser verbrannt.

Während man der normalen Athmung bei der Beurtheilung der Athmungserscheinungen der Pflanzen ausschliesslich eine Bedeutung

1) Vgl. Pfeffer: Landwirthsch. Jahrbücher. Bd. 7 S. 805.

beilegte, und Pfeffer die Sauerstoffathmung ebenfalls noch als ein sehr wichtiges Moment betrachtet, hat Wortmann[1]) neuerdings die Ansicht ausgesprochen, dass im Grunde nur von innerer Athmung der Pflanzen die Rede sein könne. Der genannte Beobachter ermittelte nämlich, dass Pflanzenzellen, wenn sie sich nur in durchaus lebenskräftigem Zustande befinden, unter allen Umständen, sowohl bei Zutritt als auch bei Abwesenheit des freien atmosphärischen Sauerstoffs, die gleichen Kohlensäurequantitäten ausscheiden, und er hat die folgenden Formelgleichungen aufgestellt, um seinen Anschauungen über die Pflanzenathmung einen Ausdruck zu verleihen:

$$1.\ 3\,(C_6\,H_{12}\,O_6) = 6\,(C_2\,H_5\,OH) + 6\,CO_2$$
$$2.\ 6\,(C_2\,H_5\,OH) + 12\,O = 2\,(C_6\,H_{12}\,O_6) + 6\,H_2\,O.$$

Wortmann geht von der Anschauung aus, dass die Eiweissstoffe des Plasma der lebenden Zellen unter Bildung von Zucker zerfallen. Dieser Zucker liefert unter allen Umständen Alkohol und Kohlensäure, aber bei Luftzutritt kann sich der Alkohol nicht in den Zellen anhäufen, sondern er wird unter Vermittelung des Sauerstoffs zur Neubildung von Zucker verwandt.

Es hat sich, wie die vorstehenden Darstellungen klar erkennen lassen, in neuerer Zeit das Bestreben geltend gemacht, die gesammten Athmungserscheinungen im Pflanzenreich von einheitlichen Gesichtspunkten aus aufzufassen. Derartige Bestrebungen besitzen in der That grosse Bedeutung, und was meine Anschauungen über das Wesen der Pflanzenathmung anbelangt, so möchte ich vor allen Dingen den Grundgedanken hervorheben, dass sowohl der normalen wie auch der inneren Athmung stets und unter allen Umständen eine Dissociation der Lebenseinheiten des Plasma vorangeht. Dieser Spaltungsprocess, der meiner Meinung nach nicht durch Fermente bedingt wird, sondern in Folge der eigenthümlichen intramolecularen Bewegung der Atome der Lebenseinheiten zu Stande kommt und das eigentliche Wesen des Lebens ausmacht, macht sich sowohl im Dunkeln als auch bei Zutritt des Lichts, bei Sauerstoffabwesenheit sowie bei Zutritt des freien Sauerstoffs geltend. Als Producte der

1) Vgl. Wortmann: Ueber die Beziehungen der intramolecularen zur normalen Athmung der Pflanzen. Inaugural-Dissert. Würzburg 1879.

Dissociation entstehen einerseits namentlich Säureamide sowie Amidosäuren, andererseits wird ein Körper von der Zusammensetzung der Glycose gebildet. Es hängt ganz von den Umständen ab, denen sich die Pflanzen ausgesetzt befinden, ob jene sticktoffhaltigen Körper zu Protein regenerirt werden, während dagegen die gebildeten stickstofffreien Körper unter allen Verhältnissen Veränderungen erfahren. Sie fallen entweder normaler oder innerer Athmung anheim und vor allen Dingen beansprucht die Frage nach den Beziehungen dieser Vorgänge zu einander unser Interesse.

Die Anschauungen, welche sich Wortmann über die hier in Rede stehenden Vorgänge gebildet hat, scheinen dem geistigen Bedürfnisse in hohem Grade Rechnung zu tragen, aber dennoch lassen sich gegen die Vorstellungen des genannten Beobachters verschiedene Bedenken geltend machen.

Werden die Zellen höherer Pflanzentheile dem Einflusse des freien Sauerstoffs entzogen, so sollen die stickstofffreien Dissociationsproducte des Plasma nach Wortmann ebenso wie bei Zutritt des freien Sauerstoffs in Alkohol und Kohlensäure zerfallen. Aber der gebildete Alkohol kann natürlich unter diesen Umständen keine weitere Verwendung zur Neubildung von Zuckermolecülen finden, sondern er muss sich nach und nach in den Pflanzentheilen anhäufen. Diese Anschauungen Wortmann's stehen aber insofern in Widerspruch mit bekannten Thatsachen, als selbst die Zellen sehr zuckerreicher Früchte nach Brefeld's Untersuchungen bei Sauerstoffabschluss nur wenig Alkohol liefern, weit weniger, als die Hefezellen bei normaler Gährung zu erzeugen vermögen, und als nach Wortmann's erster Formelgleichung producirt werden müsste. Ein weiteres gegen die Ansichten Wortmann's geltend zu machendes Bedenken ergiebt sich aus nachstehenden Betrachtungen.

Es ist bekannt, dass keimende Samen stets einen bedeutenden Trockensubstanzverlust erfahren. Ebenso ist gewiss, dass bei der Keimung stärkereicher Samen das in den Reservestoffbehältern aufgespeicherte Amylum mehr und mehr verschwindet. Ein Theil des Amylum kann in Folge von Processen der Stoffmetamorphose in anderweitige organische Verbindungen übergehen, die in den Keimungsproducten zurückbleiben; eine erhebliche Menge der Stärke fällt aber, wie weiter unten noch eingehender gezeigt werden soll,

den K eimpflanzen zur Geltung kommenden Decompositions- m, und die Kohlenstoff-, Wasserstoff- sowie Sauerstoff- rn einerseits das Material zur Bildung von Kohlensäure er, andererseits zur Bildung solcher Körper, die für die ke d achsthums des Embryo Verwendung finden können.

nun neuerdings mehrfach das Verhältniss zwischen bei imung stärkereicher Samen verschwindenden Trocken- substa ie und derjenigen Amylumquantität, welche tiefgreifende Zersetzungen erleidet, festgestellt. Aus dem Ergebnisse der Untersuchungen Sa sprocess von Pisum sativum berechnet sich 3. Meine Untersuchungen[2]) über die Keim Mittelwerth 1 : 1 . 19 ergeben, und zu ten sultate führten meine Beobachtungen über die Keimung von a Mays[3]). Während des zweiten Keimungsstadiums z. B. erlit n 100 Grm. Samen einen Trockensubstanzverlust von 30,80 Grm. Verschwunden waren 40,58 Grm. Stärke. Von den während des zweiten Keimungsstadiums des Mais gebildeten 10,64 Grm., an unbestimmten Stoffen, sind etwa 6 Grm. in Folge von Processen der Stoffmetamorphose aus Amylum entstanden[4]), so dass etwa 34,6 Grm. Stärke tiefgreifende Zersetzungen erfahren haben. Demnach steht die verschwundene Trockensubstanzquantität zu der Amylummenge, welche Decompositionsprocessen anheimgefallen ist, in dem Verhältniss von 1 : 1 . 1.

Ferner hat Boussingault[5]), ohne die Gesichtspunkte, von denen wir hier ausgehen, im Auge zu haben, die Keimung der Maisfrüchte im Finstern studirt. Für uns sind nur die folgenden Ergebnisse dieser Beobachtungen von Interesse.

1) Vgl. Sachsse: Ueber einige chemische Vorgänge bei der Keimung von Pisum sativum. Leipzig 1872.

2) Vgl. Detmer: Wollny's Forschungen. Bd. 2 Heft 3.

3) Vgl. Detmer: Physiologisch-chemische Untersuchungen über die Keimung etc. 1875.

4) An der Bildung der unbestimmten Stoffe haben sich überdies noch Fette etc. betheiligt.

5) Vgl. Boussingault: Compt. rend. T. 58 p. 917.

Verlust, resp. Gewinn.

	Trockensubstanz Grm.	Amylum und Dextrin Grm	Zucker Grm.
Körner	8,636	6,386	0,000
Keimpflanzen	4,529	0,777	0,953
Differenz	— 4,107	— 5,609	+ 0,953

Der Zucker ist entschieden durch Stoffmetamorphose aus Stärke oder Dextrin entstanden. Subtrahirt man 0,953 von 5,609 Grm., so bleiben 4,656 Grm. Zwischen der verschwundenen Trockensubstanzmenge und derjenigen Stärke- sowie Dextrinquantität, welche bei der Keimung eine tiefgreifende Zersetzung erlitten hat, besteht demnach ein Verhältniss von 1 : 1 . 13. Aus den Resultaten eines zweiten von Boussingault durchgeführten Versuchs berechnet sich der entsprechende Werth zu 1 : 1 . 23.

Auf Grund der Ergebnisse der mitgetheilten Untersuchungen und unter Berücksichtigung der Resultate, zu denen man bei der Bestimmung des Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Sauerstoffverlustes, den keimende Samen erleiden, gelangt ist, kann man das Verhalten des Amylum bei der Keimung durch die folgende, zuerst von Sachsse aufgestellte Formelgleichung zum Ausdruck bringen:

$$C_6 H_{10} O_5 = C_5 H_8 O_4 + C H_2 O.$$[1]

Diese Gleichung soll ausdrücken, dass bei der Keimung der Samen auf ein Molecül Stärke, welches Decompositionsprocessen unterliegt, 5 Atome Kohlenstoff, 8 Atome Wasserstoff und 4 Atome Sauerstoff unter Mitwirkung des Sauerstoffes der Luft die Samen in Form von Kohlensäure und Wasser verlassen, während die Gruppe $C H_2 O$ in den Pflanzen zurückbleibt und zur Bildung neuer Stoffe (Cellulose etc.) Verwendung findet. Nach obiger Gleichung gestaltet sich das Verhältniss zwischen den verschwundenen Trockensubstanz- und Amylummengen zu 1 : 1 . 23. Dieser Werth stimmt mit den von mir und anderen Beobachtern bei dem Studium des Keimungsprocesses ermittelten Werthen sehr nahe überein.

Ich bin nun allerdings überzeugt, dass das Amylum bei der Keimung nicht direct zersetzt wird, sondern dass dieser Körper

1) Die auf der rechten Seite dieser Gleichung vorhandenen Werthe über das Verhalten des Wasserstoffs sind mehr oder weniger hypothetischer Natur.

zunächst, wie weiter unten auseinander gesetzt werden soll, in Glycose übergeht. Diese Glycose dient zur Regeneration von Proteinstoffen, und erst die in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten entstehende Atomgruppe, welche dieselbe procentische Zusammensetzung wie der Traubenzucker besitzt, wird zersetzt. Trotzdem besitzen die mehrfach erwähnten und aus den Resultaten directer Beobachtungen abgeleiteten Verhältnisszahlen einen hohen Werth. Wir legen z. B. eine Samenmenge mit 100 Grm. Trockensubstanz zum Keimen aus. Die Samen mögen 50 Grm. Amylum enthalten. Denken wir uns, dass in einer bestimmten Zeit 4,5 Grm Stärke den Stoffwechselprocessen anheimfallen, und stellen wir uns vor, dass diese Stärkemenge zunächst, ohne Zersetzungen zu erfahren, durch Stoffmetamorphose in Glycose übergeht, so müssten 5,0 Grm. Zucker entstehen, und die Samentrockensubstanz würde jetzt = 100,5 Grm. sein. Wenn jetzt die Decomposition der 5,0 Grm. Glycose erfolgt, so wird sich schliesslich ein Resultat bezüglich des Trockensubstanzverlustes von 100 Grm. Samen etc. herausstellen, welches demjenigen gleicht, das sich herausgestellt haben würde, wenn die Glycosebildung gar nicht stattgefunden hätte.

Sonach sind wir berechtigt, die folgende Gleichung aufzustellen, um das Verhalten der stickstofffreien Dissociationsproducte des Plasma zum Ausdruck zu bringen:

$$C_6 H_{12} O_6 = C_5 H_{10} O_5 + C H_2 O.$$

Die Gruppe $C H_2 O$ verbleibt in den Pflanzenzellen, während 5 Atome Kohlenstoff, 10 Atome Wasserstoff und 5 Atome Sauerstoff unter Beihülfe des freien Sauerstoffs in Form von Kohlensäure und Wasser abgeschieden werden. Nach der angeführten Gleichung stellt sich das Verhältniss zwischen der verschwindenden Trockensubstanz und Glycosemenge zu 1 : 1 . 20. Dieser Werth stimmt mit den auf experimentellem Wege ermittelten fast genau überein. Nach den von Wortmann aufgestellten Gleichungen berechnet sich der entsprechende Werth aber zu 1 : 1 . 45.

Endlich ist gegen Wortmann noch hervorzuheben, dass nach experimentellen Feststellungen von Sachsse und mir, deren Resultate in den bereits citirten Abhandlungen mitgetheilt sind, auf 6 Atome Kohlenstoff, die in Folge der Stoffwechselprocesse bei Sauerstoffzutritt aus ihrer Verbindung als Glycose in anderweitige

Verbindungen übergehen, 5 Atome Kohlenstoff in Verbindung mit Sauerstoff als Kohlensäure ausgeathmet werden, während nach Wortmann auf 6 Atome Kohlenstoff des zur Verathmung gelangenden Materials nur 2 Atome Kohlenstoff in Verbindung mit Sauerstoff abgeschieden werden sollen.

Meiner Meinung nach kann daher, wenn Pflanzenzellen sich bei Sauerstoffzutritt entwickeln, von innerer Athmung nicht die Rede sein. Vielmehr haben wir uns vorzustellen, dass die Lebenseinheiten des Plasma zunächst in Folge der lebhaften intramolecularen Bewegung der Atome eine Dissociation erleiden, als deren Producte vor allen Dingen Säureamide, Amidosäuren, ein schwefelhaltiger Körper und stickstofffreie Atomgruppen von der Zusammensetzung des Traubenzuckers anzusehen sind. Ich bin der Ansicht, dass eine wirkliche Traubenzuckerbildung nicht erfolgt; vielmehr entspricht die Annahme dem Wesen der hier in Rede stehenden Processe weit mehr, dass die stickstofffreie Atomgruppe sogleich im nascirenden Zustande weitere Veränderungen erfährt. Unter Vermittelung des freien Sauerstoffs erfolgt nämlich einerseits die Bildung von Kohlensäure und Wasser, während andererseits ein Körper von der Zusammensetzung des Methylaldehyds entsteht, der in den Pflanzenzellen verbleibt und zur Erzeugung von Zellstoff etc. Verwendung finden kann. Das Verhalten der stickstofffreien Atomgruppe, welche durch Dissociation der Lebenseinheiten entstanden, lässt sich somit durch die folgende Formelgleichung zum Ausdruck bringen:

$$C_6 H_{12} O_6 + 10 O = 5 C O_2 + 5 H_2 O + C H_2 O.$$

Die von Wortmann festgestellte Thatsache, wonach den Pflanzenzellen höherer Gewächse bei Sauerstoffabschluss dieselben Kohlensäuremengen wie bei Sauerstoffzutritt aushauchen, ist nun allerdings nicht leicht zu erklären. Aber auf alle Fälle ist der Process, dem die stickstofffreien Zersetzungsproducte der Lebenseinheiten bei Sauerstoffmangel anheimfallen, sehr verwickelter Natur. Unzweifelhaft müssen mehrere Atomgruppen $C_6 H_{12} O_6$ zusammenwirken, um 5 Molecüle Kohlensäure zu erzeugen, und der Rest der Kohlenstoff-, Wasserstoff- sowie Sauerstoffatome wird dann nicht nur zur Bildung von Alkohol verwandt, sondern ebenso zur Bildung von Säuren und aromatischen Verbindungen.

Ganz ähnliche mit innerer Athmung verbundene Processe machen

sich geltend, wenn die Hefezellen sehr lange Zeit bei Sauerstoffabschluss verharren, wenn der hohe Alkoholgehalt der gährenden Flüssigkeiten ihr Wachsthum aufhebt, und die Organismen in den Zustand des langsamen Absterbens übergehen. Ebenso ist die innere Athmung verbunden mit Alkoholbildung in den Zellen höherer Pflanzentheile, die vom atmosphärischen Sauerstoff umgeben werden, aber mehr oder minder massig entwickelt sind, nicht völlig ausgeschlossen. In allen Zellen solcher Pflanzentheile zersetzen sich die Lebenseinheiten. Die stickstofffreien Dissociationsproducte zeigen ebenso in allen Zellen die Tendenz, durch weiteren Zerfall Kohlensäure, Alkohol und andere Körper zu bilden; aber dieser Process kann nur in denjenigen Zellen wirklich zur Geltung kommen, welche in der Mitte des Pflanzengewebes liegen und zu denen der Sauerstoff keinen freien Zutritt hat. In denjenigen Zellen, die Gelegenheit finden, reichliche Sauerstoffquantitäten zu absorbiren, wird die stickstofffreie Atomgruppe $C_6 H_{12} O_6$ unter Vermittelung des atmosphärischen Sauerstoffs dagegen zur Bildung von Kohlensäure und Wasser etc. verwendet.[1])

In den bei Sauerstoffabschluss normal vegetirenden Hefezellen erfährt die Atomgruppe $C_6 H_{12} O_6$, die in Folge der Dissociation der Lebenseinheiten entstanden, sofort weiter gehende Zersetzungen. Namentlich entstehen erhebliche Kohlensäure- sowie Alkoholquantitäten, aber überdies werden noch einige andere Körper, zumal Glycerin sowie solche Substanzen, die für das Wachsthum der Hefezellen Verwendung finden können, gebildet. Findet die Hefezelle dagegen sehr viel freien Sauerstoff vor, so ist sie, wie zumal Brefeld gezeigt hat, nicht im Stande, Gährung zu erregen. Sie verhält sich unter diesen Umständen wie jede andere Pflanzenzelle. Aber in dem Masse, als der Sauerstoffmangel zunimmt, steigt die Intensität der Gährung.

Man hat bekanntlich, um das Wesen der Gährung dem Verständniss näher zu rücken, mannigfache Hypothesen aufgestellt. So hat Liebig im Jahre 1840 eine Hypothese entwickelt[2]), die man als

---

1) Gutzeit (vgl. dessen Beiträge zur Pflanzenchemie, Jena 1879) hat in der That in den Früchten von Heracleum giganteum Aethylalkohol nachweisen können.

2) Vgl. Liebig: Die organ. Chem. in ihrer Anwendung auf Agricultur und Physiologie. 1840. S. 232.

Zersetzungshypothese bezeichnen kann. Danach soll die Zersetzung des Zuckers erfolgen, indem ein in der Hefe vorhandener Stoff sich zersetzt und der Zustand der Zersetzung auf die Zuckermolecüle überträgt. Liebig hielt an seiner Zersetzungshypothese selbst noch im Jahre 1870 fest, nachdem er dieselbe allerdings unter Berücksichtigung der Ergebnisse neuerer Forschungen wesentlich modificirt hatte.[1])

Viele Chemiker sind hingegen der Ansicht, dass die Gährungserscheinungen durch Fermente hervorgerufen werden. Es existirt bekanntlich ein bestimmtes Ferment, welches den Zucker in Dextrin und Maltose zerlegt (Diastase). Das Emulsin wirkt dagegen zersetzend auf Amygdalin ein etc. Ebenso soll die Alkoholgährung durch ein besonderes Ferment, welches neben anderen Körpern in den Hefezellen vorhanden ist, und die Buttersäuregährung soll durch ein specifisches gewissen Spaltpilzen eigenthümliches Ferment hervorgerufen werden. Hoppe-Seyler[2]) bemerkt speciell, dass die Fermente bei den Gährungsvorgängen selbst nicht zersetzt zu werden scheinen; dagegen werden sie bei höherer Temperatur und Gegenwart von Wasser zerstört. Auch Wortmann, dessen Untersuchungen wir eben kennen lernten, ist als ein Anhänger der Fermenttheorie zu nennen, denn er nimmt an, dass die Zersetzung der stickstoffhaltigen Stoffe des Plasma, die schliesslich zur Alkohol- und Kohlensäurebildung führt, durch Fermente eingeleitet wird.

Pasteur's Sauerstoffentziehungshypothese, die im Wesentlichen keinen chemischen, sondern einen physiologischen Charakter trägt, und die ebenfalls im Allgemeinen von Brefeld adoptirt worden ist, liegt die Idee zu Grunde, dass die Hefe den für ihr Wachsthum erforderlichen Sauerstoff bei mangelndem Luftzutritt dem Zucker entziehe und damit den Zerfall desselben bedinge.

Die neueste Gährungshypothese, welche von C. v. Nägeli, ihrem Begründer, als „molecularphysikalische Gährungstheorie" bezeichnet wird, hat zwar in einiger Hinsicht Aehnlichkeit mit der Zersetzungs-

---

1) Vgl. Liebig: Ueber Gährung, über Quelle der Muskelkraft und Ernährung. 1870. S. 30.

2) Vgl. Hoppe-Seyler: Physiologische Chemie. 1877. S. 113.

und Fermenthypothese, ist aber doch grundsätzlich verschieden von beiden.[1])

„Gährung,“ so sagt Nägeli, „ist demnach die Uebertragung von Bewegungszuständen der Molecüle, Atomgruppen und Atome verschiedener das lebende Plasma zusammensetzender Verbindungen (welche hierbei chemisch unverändert bleiben) auf das Gährungsmaterial, wodurch das Gleichgewicht in dessen Molecülen gestört und dieselben zum Zerfall gebracht werden.“

Eine kritische Beleuchtung der verschiedenen Gährungshypothesen würde hier viel zu weit führen. Ich will nur ganz im Allgemeinen bemerken, dass man sich von vornherein und ohne Rücksichtnahme auf sonstige physiologische Processe im vegetabilischen Organismus mancherlei Anschauungen über das Wesen der Gährung bilden und ebenso Stützen zur Begründung dieser oder jener Auffassung beibringen kann. Gerade in dem Umstand, dass man die Gährungserscheinungen bis jetzt so wenig mit anderweitigen physiologischen Vorgängen in Zusammenhang gebracht hat, liegt die Ursache, dass so verschiedene Gährungshypothesen auftauchen konnten. Vermeidet man den angedeuteten Fehler, so ist entschieden nur eine Gährungshypothese möglich. Ich will dieselbe als Dissociationshypothese bezeichnen.

Die Grundzüge derselben ergeben sich unmittelbar aus dem, was in dieser Abhandlung überhaupt gesagt worden ist, und ich kann mich hier daher kurz fassen.

Die Dissociation der Lebenseinheiten ist unter allen Umständen und zu jeder Zeit in den Zellen das Primäre. Aber die stickstofffreie Atomgruppe, welche durch die Dissociation entsteht, ist in Folge der noch vorhandenen lebhaften intramolecularen Bewegung der Atome stets bestrebt, sich weiter zu zersetzen. Die Tendenz zur Selbstzersetzung bleibt auch bei Sauerstoffzutritt zu den Pflanzenzellen bestehen; unter diesen Umständen kann die Selbstzersetzung thatsächlich aber nicht zur Geltung kommen, weil der Sauerstoff in die Lebensprocesse eingreift und seine oxydirenden Wirkungen äussern. Bei Sauerstoffabschluss hingegen kann neben der Dissociation der Lebenseinheiten ebenso die Selbstzersetzung der stickstoff-

1) Vgl. C. v. Nägeli, Theorie der Gährung. 1879. S. 29.



freien Atomgruppe ungestört fortgehen, und es hängt eben ganz von der Beschaffenheit der Lebenseinheiten, resp. von der dadurch bedingten Natur des Organismus ab, welche Gährungserscheinungen hervortreten. Die Lebenseinheiten des Plasma von Sacharomyces cerevisiae und einiger anderer Pilze liefern auch bei Sauerstoffabschluss — wie es bei ihnen sowie ebenfalls bei höheren Pflanzen der Fall ist, wenn der Sauerstoff direct auf die Zellen einwirken kann — die Atomgruppe $C_6 H_{12} O_6$ als stickstofffreies Dissociationsproduct. Diese Atomgruppe zerfällt in Alkohol und Kohlensäure, und indem die stickstoffhaltigen Zersetzungsproducte sich mit neuen Traubenzuckermengen der vergährenden Flüssigkeit vereinigen, werden die Lebenseinheiten regenerirt und die Alkoholgährung kann fortschreiten.

Gewisse Spaltpilze liefern neben stickstoffhaltigen Körpern ein stickstofffreies Dissociationsproduct der Lebenseinheiten, dessen Atome sich zur Bildung von Buttersäure und Wasserstoff etc. vereinigen. Der Fortgang der auf diesem Wege eingeleiteten Buttersäuregährung wird ermöglicht, indem sich neue Lebenseinheiten aus den zur Disposition stehenden stickstoffhaltigen Dissociationsproducten der bereits zersetzten Lebenseinheiten sowie dem stickstofffreien Material der vergährenden Flüssigkeit bilden.

Der Gährung unterliegen nur stickstofffreie organische Körper bei Sauerstoffabschluss.[1]) Fäulnissprocesse sind dagegen solche Vorgänge, welche sich geltend machen, wenn stickstoffhaltige organische Körper unter Vermittelung der Lebensthätigkeit gewisser Organismen zersetzt werden. Es ist wahrscheinlich, dass die Fäulniss ebenfalls bei Zutritt sehr bedeutender Sauerstoffmengen möglich ist. Als Fäulnissproducte treten unter allen Umständen stickstoffhaltige Zersetzungsproducte auf, während die normale Gährung, so lange die Pflanzenzellen noch nicht im Zustande des Absterbens begriffen sind, stets nur stickstofffreie Zersetzungsproducte liefert. Die Vorgänge der Essigbildung sowie einige andere Processe, welche man seither zu der Kategorie der Gährungserscheinungen rechnete, gehören nicht hierher. Essigbildung kann allerdings unter Vermittelung niederer

1) Uebrigens ist es nicht erforderlich, dass der Sauerstoffzutritt zu der vergährenden Flüssigkeit gänzlich gehindert ist. Es ist nur erforderlich, dass die Hefezellen der Flüssigkeit in Folge lebhaften Wachsthums den freien Sauerstoff entziehen, um die Gährung hervortreten zu sehen.

Organismen erfolgen, aber dieselben wirken nur als Sauerstoffüberträger und führen damit den Uebergang des Alkohols in Essigsäure herbei. Wir haben es also mit einem reinen Oxydationsprocesse zu thun, und die Essigbildung muss als ein Verwesungsprocess aufgefasst werden. Ueber die Natur der Vermoderungsprocesse, die eine so grosse Rolle bei der Bildung der Braun- und Steinkohlen etc. spielen, sind wir nicht genau unterrichtet. Diese Vorgänge machen sich geltend, wenn gewisse stickstofffreie Körper bei Sauerstoffabschluss zersetzt werden; sie sind daher höchst wahrscheinlich in die Kategorie der Gährungserscheinungen zu stellen.[1]

Früher ging man von der Vorstellung aus, dass die stickstofffreien Körper, welche in Folge des Assimilationsprocesses erzeugt, oder durch Stoffwechselprocesse aus denselben hervorgegangen sind, unmittelbar das Material zur Zellstoffbildung liefern. Es ist allerdings der Satz, dass jene stickstofffreien Verbindungen (Stärke, Inulin, Rohrzucker, Fett etc.) als physiologisch gleichwerthige Substanzen betrachtet werden müssen, die das Material zur Cellulosebildung liefern, ebenfalls noch heute aufrecht zu erhalten, aber nach alledem, was in dieser Abhandlung mitgetheilt worden, müssen wir annehmen, dass die Elemente jener Körper zunächst, indem sie sich mit stickstoffhaltigen durch die Zersetzung plasmatischer Gebilde entstandenen Substanzen vereinigen, zu Bestandtheilen der Lebenseinheiten werden. Das stickstofffreie Dissociationsproduct ($C_6 H_{12} O_6$) der letzteren wird bei Sauerstoffzutritt in den Pflanzenzellen theilweise oxydirt. Kohlensäure sowie Wasser entweichen und es bleibt ein Körper von der Zusammensetzung $C H_2 O$ in den Zellen zurück, der für den Zweck des Wachsthums Verwendung finden kann. Ein derartiger Vorgang macht sich in allen bei Sauerstoffzutritt wachsenden Pflanzenzellen geltend, mag das Wachsthum derselben auf Kosten directer Assimilationsproducte oder auf Kosten solcher Stoffe erfolgen, die zuvor in Reservestoffbehältern (Endosperm, Perisperm, Cotyledonen, Knollen, Wurzeln etc.) aufgespeichert waren.

Wenn die Stärke aus den Blättern verschwindet, um das Wachsthum der Internodien zu ermöglichen, wenn Fette oder Amylum

1) Dies wird namentlich unter Berücksichtigung der Resultate gewisser Untersuchungen von [illegible] Pflüger's Archiv Bd. [illegible] S. [illegible] sehr wahrscheinlich.

aus dem Inhalt der Kryptogamensporen in dem Masse, als die Keimschläuche wachsen, verschwinden, wenn bei der durch Kerntheilung eingeleiteten Zelltheilung an Stelle der zunächst aus Stärkekörnern bestehenden Zellplatte schliesslich die Cellulosemembran der neuen Zellen tritt[1]), wenn der Embryo der Samen auf Kosten der vorhandenen Reservestoffe wächst etc. etc., so wird, meiner Anschauung nach, das stickstofffreie plastische Material zunächst immer zu Bestandtheilen der Lebenseinheiten des Plasma. Die lebhafte intramoleculare Bewegung derselben, die Dissociations- sowie Decompositionsprocesse führen erst zur Bildung derjenigen Substanzen, die sich in Zellstoff umwandeln können, und ebenso erfolgt die normale Athmung stets erst nach vorangegangener Dissociation der lebendigen Molecüle des Plasma.[2])

Jena, im December 1879.

---

1) Man vgl. z. B. Strasburger: Separatabdruck aus dem Sitzungsbericht der Jenaischen Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaft. Jahrgang 1879. Sitzung vom 18. Juli. S. 9.

2) Ueber die Translocation stickstofffreier plastischer Stoffe in der Pflanze vgl. Detmer, Journal f. Landwirthschaft, 27. Jahrgang, S. 372.

hlorophyllfunction ze.

m.

Hierzu Tafel 1 XXVI.

Unter H sführlichere Behandlung des Gegenstandes habe ich in en theilungen schon einige Angaben über meine Untersuchungen über die Chlorophyllkörper gemacht und die Resultate angegeben, zu welchen ich hierbei über die Lichtwirkung und die Chlorophyllfunction in der Pflanze gelangt war. Zugleich habe ich dort auch die Methode microscopischer Photochemie im concentrirten Sonnenlicht, die ich anwandte, um die Lichtwirkung direct in der Zelle unter dem Microscope constatiren zu können, schon in ihren allgemeinen Umrissen beschrieben.

Ich lasse hier die Darstellung meiner Untersuchungen in der beabsichtigten erweiterten Form folgen; versehen mit den nöthigen Abbildungen und mit einigen Belegen über den Gang und die Ausführung der Versuche im intensiven Lichte. Sie enthält in keinem Puncte von den früheren Publicationen wesentlich abweichende Angaben, da die wiederholte Nachuntersuchung mir nur eine wiederkehrende Bestätigung der Resultate gebracht hat. Jene älteren Publicationen, auf welche ich mich in diesem Aufsatze mehrfach beziehen werde, sind folgende:

1. Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze. Monatsberichte der Berl. Akademie d. Wiss. Juli 1879.

2. Ueber das Hypochlorin und die Bedingungen seiner Entstehung in der Pflanze. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. vom November 1879.
3. Remarques sur la chlorophylle, Comptes rendus de l'Académie des sciences t. XC. séance du 26. janvier 1880.
4. Ueber eine Methode microscopischer Photochemie, Verhandlungen des Bot. Vereins d. Provinz Brandenburg, Sitzung vom 11. Juli 1879.
5. Zur Kritik der bisherigen Grundlagen der Assimilationstheorie der Pflanzen. Monatsb. d. Berl. Acad. d. Wiss. vom Februar 1881.

Ich habe im nachfolgenden Aufsatze die Eintheilung der Abschnitte nach den früheren Mittheilungen möglichst beibehalten.

I. Bau und Zusammensetzung der Chlorophyllkörper.

Bei der microchemischen Untersuchung der Chlorophyllkörper hat man sich zur Trennung der Farbstoffe von der Grundsubstanz bisher der Lösungsmittel bedient. Man ging hierbei stillschweigend von der Voraussetzung aus, dass das Lösungsmittel den Farbstoff aufnimmt, die anderweitigen Bestandtheile des Chlorophyllkorns aber unberührt in der Grundsubstanz zurücklässt.

Dies ist jedoch keineswegs der Fall. Dies Verfahren hat nur den Vorzug, die vom Farbstoff befreite Grundsubstanz einer leichteren Untersuchung zugänglich zu machen, allein es gestattet keine vollständige microscopische Analyse des Chlorophyllkorns. Denn es gehen gleichzeitig mit dem Farbstoff auch noch andere, bisher nicht unterschiedene, und vom Farbstoff noch nicht getrennte Bestandtheile desselben in die Lösung ein und diese entziehen sich ebenso, wie der Farbstoff selbst, der weiteren anatomischen Prüfung.

Ich habe deshalb, um die microchemische Untersuchung der Chlorophyllkörper zu vervollständigen, ein anderes Verfahren eingeschlagen und eine Trennung des Farbstoffes und seiner flüssigen, oder halbflüssigen Begleiter von der Grundsubstanz ohne Anwendung von Lösungsmitteln zu erreichen gesucht. Es gelingt dies, wenn man die Quellungserscheinungen der Chlorophyllkörper zu Grunde legt, durch

Behandlung der grünen Organe mit verdünnten Säuren und auch schon durch den blossen Einfluss von feuchter Wärme allein, d. h. durch Erwärmung der Gewebe in Wasser von höherer Temperatur oder in den Dämpfen von siedendem Wasser. — Bei dieser Behandlung wird der Chlorophyllfarbstoff nicht gelöst, aber er scheidet sich mit gewissen weichen, flüssigen oder halbflüssigen, Stoffen, die ihn begleiten, von der Grundsubstanz ab und tritt in Form kleinerer oder grösserer Ausscheidungen hervor, die neben den entfärbten Chlorophyllkörpern in der Pflanzenzelle liegen bleiben, und dann ebenso, wie die Grundsubstanz selbst, einer weiteren anatomischen und microchemischen Prüfung unterzogen werden können.

Je nach der Behandlung wird so eine partielle oder eine vollständige Trennung des soliden Gerüstes der Chlorophyllkörper von ihren weichen, oder flüssigen und farbigen Bestandtheilen erreicht. Die letztere bei combinirter Einwirkung von Wärme und verdünnter Säure, namentlich der Salzsäure.

Man findet dann, wie dies z. B. Fig. 1 Taf. XXV. von Vallisneria darstellt, den gesammten Farbstoff, welchen die Zelle in ihren Chlorophyllkörnern enthielt, noch innerhalb der Zelle selbst vor, und zwar zu gesonderten grösseren oder kleineren Tropfen angesammelt, die neben den Gerüsten der Chlorophyllkörper, aus denen sie ausgetreten sind, liegen bleiben. Wenn dieses Trennungsverfahren vorsichtig und richtig geleitet wird, dann bleibt die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper ebenso intact und unter denselben Formen, wie bei der Entfärbung der Chlorophyllkörper durch Lösungsmittel zurück. — Vorweg ist hier nun zweierlei zu erwähnen. Erstens, dass die bei diesem Trennungsverfahren abgeschiedenen farbigen Tropfen nicht bloss aus dem grünen Farbstoff bestehen, sondern, wie schon der unmittelbare Augenschein lehrt, aus einer ölartigen Grundlage — dem Träger des Farbstoffes — der diesen selbst und die ihn begleitenden Substanzen in Lösung hält. Ferner, dass die entfärbte Grundsubstanz der Chlorophyllkörper nach dieser Behandlung eine Differenzirung und Anordnung ihrer Substanz zeigt, welche eine bemerkenswerthe, allen Chlorophyllkörpern, überhaupt allen Chlorophyllmassen gemeinsame Structur verräth. Sie besteht aus einem balkenartigen Gerüste oder Gitterwerke von dichterer Substanz, dessen Zwischenräume oder Maschen vor der Erwärmung und vor der Behandlung mit verdünnten Säuren von dem



weichen, halbflüssigen oder flüssigen Träger des Farbstoffes erfüllt und durchtränkt waren. Dieser eigenthümliche Bau kann übrigens in derselben Weise auch an den durch Lösungsmittel oder durch intensives Licht entfärbten Chlorophyllkörpern zur Anschauung gebracht werden.

Ich habe die Erscheinungen, die bei diesem Trennungsverfahren eintreten, schon früher[1]) kurz beschrieben. Hier sollen dieselben eingehender dargestellt und durch Abbildungen erläutert werden.

Die Veränderungen, welche man an den Chlorophyllkörpern wahrnehmen kann, wenn sie in der angedeuteten Weise behandelt werden, sind verschieden, je nachdem man feuchte Wärme oder verdünnte Säuren, jedes für sich allein, anwendet, oder beide Reagentien zur combinirten Wirkung bringt.

Die Erscheinungen compliciren sich ferner noch in denjenigen Fällen, in welchen in Folge der hohen Temperatur eine Wirkung auf die Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörper eintritt; denn durch eine übermässige Quellung der Stärkeeinschlüsse kann bei Erwärmung in zu hoher Temperatur eine Sprengung des Chlorophyllkorns und die Zerstörung seiner Form erfolgen. Allein viele Gewebe lassen sich stundenlang in Wasser von mässiger Temperatur erwärmen, auch stundenlang mit Wasserdampf destilliren, ohne dass ihre Chlorophyllkörper im Innern der Zellen ihre Form aufgeben und ihre individuellen Abgrenzungen verlieren. Häufig behalten sie hierbei sogar ihre normale morphologische Structur bei.

Andere Gewebe sind allerdings empfindlicher. Ihre Chlorophyllkörper verlieren, wenn sie auch nur einige Minuten in Wasser gekocht werden, ihre Form und fliessen zusammen, oder was häufiger geschieht, sie behalten zwar noch ihre individuell abgegrenzten Gestalten, quellen aber in ihrer Masse ungleichmässig stark und brechen dann an ihrer Peripherie auf. Sie stellen dann unregelmässig geborstene Hohlkörper dar.

Solche Gestaltsveränderungen, wie dies z. B. Fig 3, Fig. 6 und Fig. 9, Taf. XXV. von Vallisneria und Mnium darstellen, sind immer Zeichen übermässiger Quellung der Stärkeeinschlüsse und können je

---

1) Untersuchungen über das Chlorophyll, dritte und vierte Abtheilung. Monatsberichte der Königl. Akad. d. Wiss. in Berlin vom Juli und November 1879.

nach der Pflanzenart bei sehr verschieden hoher Temperatur eintreten. Sie treten um so sicherer und leichter auf, je grösser der Gehalt an Stärke im Chlorophyllkorn ist und namentlich dann, wenn die Stärkeeinschlüsse schon als besondere, deutlich von der Grundsubstanz abgegrenzte Körper im Chlorophyllkorn bemerkbar werden. Sie treten jedoch bei Gegenwart von Stärke in den Chlorophyllkörpern durchaus nicht immer nothwendig ein, denn ich habe Chlorophyllkörper mit deutlicher Stärkereaction in ihrer Gestalt und Structur häufig noch ebenso immun gegen hohe Temperaturgrade gefunden, wie solche ohne jeden durch Jod erkennbaren Stärkegehalt.

Ganz verschieden von diesen durch Quellung der Stärke hervorgerufenen Veränderungen und Berstungen des Chlorophyllkorns sind nun die Trennungserscheinungen des Farbstoffes und seiner Begleiter, von welchen ich oben gesprochen habe und welche gleichfalls unter dem Einfluss der Wärme an den Chlorophyllkörpern wahrgenommen werden. Sie treten ganz unabhängig von dem Stärkegehalt des Chlorophyllkorns, und auch viel früher und unter weniger eingreifenden Bedingungen ein.

Die Erscheinung selbst ist übrigens in allen Fällen die gleiche. Nach der Erwärmung finden sich an der Peripherie der Chlorophyllkörper einige kleinere oder grössere Tropfen, die sichtlich unter der Einwirkung des warmen Wassers oder der heissen Dämpfe aus ihnen hervorgetreten sind. So zeigen Fig. 2, 4, 13, 14 Taf. XXV. Chlorophyllkörper aus dem Blattgewebe von Vallisneria, Elodea, Selaginella, nachdem die Blätter eine Stunde lang den Dämpfen kochenden Wassers ausgesetzt waren; und ebenso zeigt Fig. 5 Taf. XXV. Chlorophyllkörper aus einem Blatt von Callitriche, welches 5 Minuten in Wasser gekocht wurde.

Wird die Erwärmung länger fortgesetzt, so mehren sich diese Tropfen unter gleichzeitiger stärkerer Entfärbung der Grundsubstanz. Doch sind es nicht eigentlich leichtflüssige Tropfen, die hier aus den Chlorophyllkörpern hervortreten, sondern halbflüssige, weiche, nicht genau sphärische Massen. Sie sind immer gefärbt, bald heller bald dunkler grün, gewöhnlich rein chlorophyllgrün, oder sie zeigen auch verschiedene Töne von gelb- und blau-grün; hin und wieder sind sie olivengrün und seltener röthlichbraun. Sie sind immer leicht und vollständig in starkem Alcohol und Aether löslich.

Die Chlorophyllkörper selbst erscheinen nun je nach Höhe der angewandten Temperatur und nach der Dauer der Einwirkung mehr oder weniger wie Hohlkörper. War die Temperatur für den Stärkegehalt der untersuchten Chlorophyllkörper nicht zu hoch, so behalten sie, wie bereits oben erwähnt, ihre individuelle Form bei; sie erscheinen aber in ihrer Masse differenzirt, d. h. ihre Substanz erscheint aus abwechselnd dichteren und weniger dichten Partien gebildet, die so angeordnet sind, dass das Ganze den Eindruck eines netzartigen Gerüstes oder hohlen Balkennetzes macht. War die Temperatur aber zu hoch, so bestehen sie nur noch aus den zerrissenen Schalenstücken des ursprünglichen Kornes (Fig. 3, 6, 9 Taf. XXV.),

Sie sind noch meist deutlich, wenn auch bedeutend schwächer grün, als vor ihrer Erwärmung, und eine völlige Entfärbung lässt sich auch durch die blosse Anwendung feuchter Wärme nur schwer erreichen. Die Structur der zurückbleibenden Grundsubstanz wird daher bei diesem Verfahren auch nicht so deutlich, wie bei gleichartiger Anwendung von verdünnter Säure und Wärme und es soll daher erst später genauer von ihr die Rede sein.

Um die Erscheinung der Tropfen-Abscheidung an den Chlorophyllkörpern hervorzurufen, genügt es, die Gewebe in irgend einer beliebigen Weise bei Gegenwart von Wasser zu erwärmen. In den weitaus häufigsten Fällen wird man dies am bequemsten und raschesten erreichen, wenn man die Gewebe etwa 5 Minuten in Wasser aufkocht. Soll aber die Form der Grundsubstanz und ihre Structur in möglichst normalem Zustande erhalten bleiben, dann wird man allerdings in den meisten Fällen anders verfahren müssen, denn nur wenige Gewebe vertragen ein Aufkochen im Wasser unter Beibehaltung der Form ihrer Chlorophyllkörper. Man muss dann die Erwärmung nach dem Zustande des Gewebes und nach dem Stärkegehalt der Chlorophyllkörper zu reguliren suchen.

Die Verfahrungsarten, die ich anwende und die immer zum Ziele führen, sind folgende. Ich erwärme die Gewebe etwa 15 Minuten und länger, bis eine Stunde lang, in Wasser von 50° C. oder, wenn dies nicht ausreicht, in Wasser von 60—80° C., oder endlich, ich setze sie 15 Minuten bis mehrere Stunden lang den Dämpfen von siedendem Wasser aus, indem ich sie zu diesem Zwecke in passender Weise in einem geräumigen Kolben aufhänge, auf dessen

Boden Wasser im Kochen erhalten wird. Für die verschiedenen Gewebe zeigt sich bald das eine, bald das andere Verfahren günstiger und es ist namentlich hervorzuheben, dass das Destilliren im Wasserdampf von 100° C. die Chlorophyllkörper in ihrer Form und Structur meist weniger angreift, als das Kochen in Wasser und selbst als das längere Digeriren in Wasser bei viel niederer Temperatur. Für einige Pflanzen findet man in den Erklärungen der Abbildungen noch weitere, nähere Angaben über das eingehaltene Verfahren.

Schon die unmittelbare Beobachtung lässt kaum einen Zweifel über die natürliche Auffassung der Erscheinung, die bei der Erwärmung der Chlorophyllkörper im Wasser zu Tage tritt, denn man sieht den Farbstoff an eine nahezu flüssige oder weiche Substanz gebunden, oder in ihr gelöst, in Folge der Wasseraufnahme des Chlorophyllkorns, bei höherer Temperatur aus demselben hervortreten. Die Tropfenausscheidung erscheint daher als der mechanische Effect eines einfachen Quellungsvorganges und es liegt nahe, anzunehmen, dass die Substanz, welche den Farbstoff gebunden hält, im natürlichen Zustande das Chlorophyllkorn durchtränkt und die Maschen der dichteren Substanz des Grundgerüstes erfüllt, durch die in Folge der Wasseraufnahme eintretende Quellung aber aus demselben hervorgedrängt wird.

Der bisher beschriebenen Tropfenausscheidung durch feuchte Wärme ähnlich, aber durch auffallende, eigenthümliche Charaktere von ihr verschieden, ist die Erscheinung, welche die Chlorophyllkörper zeigen, wenn sie mit gewissen verdünnten Säuren, namentlich mit Salzsäure behandelt werden. Sie führte mich zur Auffindung eines allgemein in den Chlorophyllkörpern verbreiteten Stoffes, der continuirlich in ihnen entsteht und verschwindet und von dessen Existenz ich bereits in früheren Aufsätzen unter dem Namen „Hypochlorin" Mittheilung gemacht habe.

Zu seinem microscopischen Nachweise in den Zellen bediene ich mich jetzt fast ausschliesslich nur noch der verdünnten Salzsäure und zwar in der Verdünnung von 1 Volumen concentrirter Salzsäure auf 4 Volumina Wasser. Die im Nachfolgenden beschriebenen Hypochlorin-Präparate sind, sofern nicht ausdrücklich etwas anderes bemerkt ist, durchweg durch die Behandlung der Chlorophyllkörper mit dieser verdünnten Säure gewonnen worden. Es ist jedoch keines-



wegs durchaus nöthig, die hier angegebene Concentration der Säure einzuhalten; nur kann man wegen der anderweitigen Einwirkungen der Säure auf den Zellinhalt sowohl bei concentrirter, als bei stärker verdünnter Säure, nicht mit gleicher Sicherheit darauf rechnen, die Erscheinung in der bestimmten Zeit eintreten zu sehen und deutliche und schöne Präparate zu erhalten.

Werden nun grüne Gewebe mit Salzsäure behandelt, so bemerkt man an ihnen unmittelbar nach Hinzufügung der Säure keine andere auffallende Erscheinung, als ihre plötzliche Farbenänderung. Das ganze Gewebe sowohl, wie die einzelnen Chlorophyllkörner in den Zellen, nehmen, wie wohl Jeder weiss, der Untersuchungen über Chlorophyll angestellt hat, sofort einen gelbgrünlichen, goldgelben oder mehr bräunlichen Ton an. Hierbei findet jedoch weder eine Zerlegung des grünen Farbstoffes statt — wie man dies so häufig fälschlich behauptet hat — noch nimmt die Salzsäure selbst den Farbstoff auf, sie bleibt ganz farblos. Nur in jenen ganz speziellen Fällen, die aber natürlich die allgemeine Beschaffenheit der Chlorophyllkörper gar nicht berühren, in welchen die grünen Gewebe neben Chlorophyll noch andere, unwesentlichere, z. B. rothe Farbstoffe führen, kann die Salzsäure bei dieser Behandlung der Gewebe den begleitenden Farbstoff aufnehmen und sich mit demselben roth färben.

Die Chlorophyllkörper selbst zeigen — abgesehen von dem eben besprochenen Farbenwechsel, der ja die Farbenänderung des ganzen Gewebes schon äusserlich hervorruft — keine wesentliche Veränderung weder in ihrer Form, noch in ihrer Structur, nur sind sie jetzt nicht mehr rein chlorophyllgrün, sondern zeigen gleichmässig durch ihre ganze Substanz einen etwas nach Gelb oder Blau neigenden Farbenton.

Allein schon nach wenigen Stunden finden sich in denselben, vornehmlich an ihrer Peripherie, dunkle, röthlichbraune oder rostfarbige und gegen die übrige Substanz des Chlorophyllkorns scharf abgegrenzte Massen vor (Taf. XIV. Fig. 7, 8, 10), von denen vor Einwirkung der Säure nichts zu bemerken war.

Die Erscheinung ist allgemein. Sie hängt nicht von der Form der Chlorophyllkörper ab und findet sich daher sowohl bei den grünen Pflanzen mit eigentlichen Chlorophyllkörperchen (Taf. XIX. und Taf. XXIV. Fig. 3), als auch bei denjenigen niederen Gewächsen, bei

welchen die Chlorophyllkörper bandartige oder anders geformte Massen darstellen, z. B. bei Mesocarpus (Taf. XVII. Fig. 1), bei Spirogyren (Taf. XVII. Fig. 2 und 3, Taf. XIV. Fig. 2e), bei Oedogonien (Taf. XVI. Fig. 1), bei Cladophora (Taf. XIII. Fig. 5) etc. Sie hängt auch nicht von einer spezifischen Eigenthümlichkeit der Pflanze oder von ihrer Stellung im System ab, sondern tritt ohne Ausnahme bei allen Pflanzen auf, welche in ihren Farbstoffkörpern die reine, dem normalen grünen Chlorophyll eigenthümliche Modifi[illegible]n dieses Farbstoffes besitzen; also bei allen eigentlich chloro[illegible] e nun Land-, Süsswasser- oder See[illegible]r sein. [illegible]gegen bei den nicht chlorophyllgrünen G[illegible] [illegible]ycochromaceen, Diatomeen, Phaeosporeen, [illegible] und selbstverständlich auch bei den [illegible] W[illegible] [illegible]h sie bisher in den genannten P[illegible]n [illegible]t sicher nachweisen und nur Spuren derselben ist es [illegible]geglückt, in manchen Entwickelungsstadien einiger Diatomeen a[illegible]den, während die vorher erwähnte Abscheidung farbiger Tropfen durch blosse feuchte Wärme auch bei diesen Pflanzen, ebenso wie bei den chlorophyllgrünen hervorgerufen werden kann. Als eine einzeln stehende, auffallende Thatsache mag hier noch erwähnt werden, dass diese Reaction mit Salzsäure bei den Vaucherien, deren Farbstoff sich in manchen Fällen in seinen Farbentöne auffallend dem der Phycochromaceen nähert, häufig ausbleibt, obwohl sie in vielen Fällen auch bei ihnen mit Entschiedenheit eintritt.

Zuerst, als ich noch zweifelhaft war, ob die Erscheinung in der That durch die Anwesenheit eines besonderen, noch unbekannten, in den Chlorophyllkörpern verbreiteten Körpers verursacht würde, habe ich die Pflanzen, bei denen ich sie fand, besonders notirt. Später habe ich dies aufgegeben, weil ich sie ohne Ausnahme in allen chlorophyllgrünen Gewächsen gefunden habe, in welchen ich sie suchte. Doch möge zur Bestätigung hier noch die Liste der untersuchten Pflanzen, die ich in der ersten Zeit notirt habe, folgen. — Ich fand die Reaction zunächst unter Algen an den verschiedenen Species von Vaucheria, Draparnaldia, Chaetophora, [illegible], Coleochaete, Mesocarpus, Spirogyra, Cladophora, [illegible], [illegible], [illegible], [illegible], Pediastrum, [illegible] [illegible]

und Cladophoren aus der Ostsee; unter Moosen und Farn: an Protonematis, Blättern und Stengeln von Mnium, Hypnum, Fontinalis, Sphagnum; an Proembryonen von Pteris, Blechnum, Gymnogramme; an Blättern verschiedener Selaginellen, endlich bei Phanerogamen an dem Btattgewebe von Taxus, Zostera, Vallisneria, Elodea, Ceratophyllum, Heliconia farinosa, Tilia, Ampelopsis.

Die genannten Pflanzen enthalten zugleich diejenigen, von denen die Abbildungen dieses Aufsatzes entlehnt sind. Hierzu kamen später noch eine grosse Reihe der verschiedensten Pflanzen, die ich nicht mehr weiter besonders vermerkt habe, so dass ich zu dem Ausspruch vollkommen berechtigt zu sein glaube, dass diese Reaction, wie bereits erwähnt, eine allen Chlorophyllkörpern gemeinsame ist. Sie tritt sowohl bei Pflanzen mit eigentlichen Chlorophyllkörpern, als bei solchen mit verschieden geformten Chlorophyllmassen ein; ferner ebenso wohl bei Pflanzen, deren Chlorophyllkörper Stärkeeinschlüsse enthalten, als bei solchen, deren Chlorophyllkörper frei von Stärke sind und anstatt Stärke Oel führen, endlich bei Pflanzen aller Standorte und aller Abtheilungen des Gewächsreiches.

Von den Tropfen, die schon durch feuchte Wärme allein aus den Chlorophyllkörpern abgeschieden werden (Taf. XXV. Fig. 2, 4, 5, 13, 14), unterscheiden sich diese durch verdünnte Salzsäure entstehenden Ausscheidungen (Taf. XIX) schon sofort durch ihre rostbraune Farbe, ferner durch ihre Massigkeit und durch ihre der bere Consistenz. Die Tropfen, die durch Wärme aus jedem einzelnen Chlorophyllkorn hervortreten, sind an Masse bedeutend geringer und in ihrer Consistenz offenbar mehr tropfenartig-flüssig, als die rothbraunen Massen, welche durch Salzsäure entstehen. Diese letzteren machen von Anfang an keinen tropfenartigen Eindruck, sondern bilden weiche oder fettartig-schmierige Massen von unregelmässiger Form, die hin und wieder eine festere Begrenzung, eine Art Pellicula, zeigen, indem sie von ihrer Oberfläche aus gleichsam zu gerinnen, oder fest zu werden beginnen.

Dieser Eindruck steigert sich nach kurzer Zeit, auch wenn die Präparate nicht in der Salzsäure liegen bleiben, und die rostfarbenen Massen werden dann deutlich eckig, spitzig und gestalten sich zu mehr oder weniger ausgebreiteten Schuppen oder Nestern von undeutlich krystallinischem Gefüge, aus welchen kantige oder spitzige Fort-

sätze hervortreten (Taf. XXI. Fig. 9; Taf. XXII. Fig. 3 und 4; Taf. XVI. Fig. 12), oder bilden auch wolkenartige Niederschläge mit dichteren Einlagerungen (Taf. XXV. Fig. 10 und 12).

Soweit tritt die Reaction ziemlich gleichartig bei allen grünen Pflanzen schon in den ersten 6 bis 60 Stunden nach der Einwirkung der Säure ein, indessen sieht man schon in diesen ersten Tagen hier und da an einem oder dem anderen Chlorophyllkorn auch einen längeren, stäbchen- oder schwanzartigen Fortsatz auftreten.

Werden aber die Präparate älter, so entwickeln sich aus diesen zuerst entstandenen, unregelmässigen Massen äusserst sonderbare, vielgestaltige Bildungen und es erscheint hierbei fast gleichgültig, ob die Präparate oder die Gewebe, von denen sie herrühren, noch ferner in der Salzsäure liegen bleiben, oder aus ihr herausgenommen und z. B. in Wasser gebracht werden.

Es schiessen nämlich aus den rostfarbenen Absonderungen längere Gebilde verschiedener Art hervor. Kürzere, gerade oder gekrümmte, oder auch wellenartig gebogene Stäbchen mit stumpfen oder spitzen Enden (Taf. XVIII. Fig. 1; Taf. XX. Fig. 10), oder längere gerade und gebogene oder korkzieherartig gewundene Nadeln (Taf. XVIII, Fig. 2, 3, 4, 5; Taf. XXI. Fig. 1 und 2; Taf. XVI. Fig. 4—11), oder auch äusserst lange, dünne und biegsame Fäden (Taf. XX. Fig. 1, 2, 3, 4, 6, 7 u. s. w., Taf. XVI. Fig. 3.)

Alle diese Bildungen, die ich unter dem Namen der Hypochlorin-Nadeln, Stäbchen und Fäden begreife, zeigen nirgends eine deutliche Structur nach Art organischer Gebilde. Nur hin und wieder zeigen die dicksten der Stäbchen-Formen eine ähnliche dichtere Beschaffenheit der Peripherie, wie sie schon hin und wieder an den ersten, noch tropfenartigen Massen wahrgenommen werden kann und dann zeigt die Begrenzung in einzelnen Fällen auch doppelte Conturen (Taf. XIII. Fig. 7).

Diese dickeren Stäbchen erinnern unter den bekannten histologischen Bildungen noch am meisten an die sog. Stäbchen der Wachsüberzüge der Musaceen u. s. w. Dagegen erscheinen die dünneren, starren und spitzigen Bildungen (Taf. XVI., XX.) und die primären Schuppen und Nester (Taf. XVI. Fig. 12 u. s. w.) wieder mehr wie nadelförmige Krystalle, und auch die kürzeren rhombischen Stäbchen und die Fortsätze der Hypochlorin-Schuppen

(Taf. XXV. Fig 7 u. 11) machen gleichfalls vielmehr einen krystallinischen Eindruck. Man kann daher wohl im Zweifel sein, ob die Gebilde, die hier entstehen, eine organische Structur oder ein krystallinisches Gefüge besitzen und da ihre Gestalt auch in den bestentwickelten Formen nicht in bestimmter Weise organisirt und auch krystallographisch nicht bestimmbar ist, sie aber doch nicht amorph genannt werden können, so bleibt nur übrig, wie dies bei ähnlichen unbestimmt geformten, organischen Producten geschieht, sie als krystalloidische Bildungen zu bezeichnen.

Ueber ihre chemische Beschaffenheit geben die bisher allein zugänglichen microscopischen und microchemischen Charactere die folgenden Anhaltspunkte.

Bei ihrem ersten Auftreten noch innerhalb der Chlorophyllkörper machen, wie bereits hervorgehoben wurde, die rostbraunen Ausscheidungen den Eindruck zusammenfliessender, fettartiger Massen. Jedoch haben sie nach Consistenz, Begrenzung und schwerer Beweglichkeit in ihrem microscopischen Verhalten mehr Aehnlichkeit mit Tropfen von ätherischem, als mit fettem Oel.

Die späteren Gestaltungsvorgänge machen es wahrscheinlich, dass die Masse nach ihrer Ausscheidung eine Veränderung erleidet und die krystalloidische Erstarrung der Oberfläche lässt die Vermuthung entstehen, dass die vorher offenbar ölartige Substanz hier wenigstens zum Theil einem Verharzungsprocesse unterliegt, welcher die entstehenden krystalloidischen Bildungen hervorruft. Dass es nicht die ganze ausgeschiedene Masse ist, welche in feste Form übergeht, sieht man in allen Fällen deutlich, denn die Fäden, Nadeln, Stäbchen etc, die sich bilden, treten immer noch aus einem zurückgebliebenen Reste der ursprünglichen Masse hervor, aus welcher sie gleichsam, wie aus einer Mutterlauge herauskrystallisirt sind. Es liegt daher hier offenbar ein Gemenge von Substanzen vor, in welches auch der Farbstoff der Chlorophyllkörper zum Theil eingegangen ist und dessen Löslichkeitsverhältnisse dem Verhalten eines Gemenges von Oel- und Harz-artigen Stoffen entsprechen, in dem Sinne natürlich, in welchem diese Begriffe in der microscopischen Anatomie gehandhabt werden. Denn es ist ein Gemenge von organischen Producten des Zellinhaltes, die nach ihren microchemischen Eigenschaften weder zu den Eiweisskörpern, noch zu den Kohlenhydraten

gehören und durch ihre Unlöslichkeit in Wasser, in verdünnten Salzlösungen und Säuren und anderseits durch ihre leichte Löslichkeit in Alcohol, Aether, Benzol, Schwefelkohlenstoff, Petroläther, ätherischen Oelen u. s. w., — welche Lösungsmittel sämmtlich bei vorsichtiger Behandlung das ganze Gemenge mit den krystalloidischen Bildungen ohne Rückstand aufzulösen vermögen — ihre Verwandtschaft mit den kohlenstoffreichen Gruppen der Harz- und Fettkörper documentiren.

Die Farbe des Gemenges dürfte ausschliesslich vom Chlorophyllfarbstoff herrühren und nur der [illegible] en Sättigung mit dem durch die Salzsäure modificirten Far[illegible] entsprechen. Dafür spricht wenigstens der Umstand, dass die [illegible]her entwickelten Formen der Ausscheidungen — Nadeln, Fäden u. s. w. — später, wenn sie längere Zeit dem Lichte ausgesetzt bleiben, ihre Farbe verändern, heller werden, oft langsam von der Spitze aus erbleichen und sogar ganz farblos werden können (Taf. XVI. Fig. 4, 5, 10, 11, Taf. XXI. Fig. 2, 3). Uebrigens sind auch die krystallinischen Spitzen und kürzeren Stäbchen, die aus den primär ausgeschiedenen Massen hervortreten, hin und wieder schon bei ihrem ersten Entstehen farblos.

Nur diejenige Substanz dieses Gemenges nun, welche aus demselben in Form der Nadeln, Fäden u. s. w. herauskrystallisirt, oder vielmehr ihre präexistirende Grundlage in den Chlorophyllkörpern bezeichne ich als „Hypochlorin", wobei ich vorläufig davon absehe, ob jene präexistirende Grundlage während ihrer Abscheidung durch die Salzsäure noch eine Veränderung erleidet oder nicht.

Dies Hypochlorin besteht offenbar schon in den Chlorophyllkörpern in ihrem natürlichen Zustande neben dem grünen Farbstoffe, denn die Ausscheidungen treten ja sichtlich aus der Substanz des Chlorophyllkorns hervor. Nun könnten aber vielleicht Zweifel entstehen, ob dasselbe in der That, wie ich es hier auffasse, als ein besonderer, selbständiger und vom Farbstoff differenter Körper in den Chlorophyllkörpern existirt, oder nicht vielmehr bloss ein durch die Salzsäure erzeugtes Derivat des grünen Farbstoffes ist.

Doch zerstreuen sich diese Zweifel, ganz abgesehen von der oben berichteten Thatsache, dass die älteren Hypochlorinbildungen später erbleichen, sogleich, wenn man die mit Salzsäure behandelten Ge-

webe in Bezug auf das Vorkommen des Hypochlorins an den einzelnen Chlorophyllkörpern genauer untersucht. Denn es springt dann sofort ins Auge — man vergleiche z. B. Taf. XIV. Fig. 9 oder Taf. XXI. Fig. 1 oder auch die Figuren der Tafeln XIX. und XX. — dass auffallender Weise nicht sämmtliche Chlorophyllkörper derselben Zelle rostfarbige Ausscheidungen oder Hypochlorinnadeln besitzen. Das gewöhnliche Vorkommniss ist vielmehr, dass diese Bildungen in jeder Zelle nur an einigen Chlorophyllkörpern auftreten, an anderen aber fehlen und dies Verhältniss wiederholt sich, wie ich gleich hervorhebe, in allen Zellen des untersuchten Gewebes. Häufig finden sich sogar in den einzelnen Zellen nur an wenigen, an einem oder an zwei Chlorophyllkörnern, Hypochlorin-Ausscheidungen, während sie in den anderen Chlorophyllkörpern derselben Zelle absolut fehlen. Ja in ausgedehnten Geweben, welche sonst reichlich Hypochlorin besitzen, findet sich, wenn auch selten, hier und da zerstreut eine oder die andere Zelle (Taf. XIV. Fig. 8) oder auch eine kleinere Gewebspartie ganz ohne Hypochlorin.

Wäre das Hypochlorin aber, wie man vermuthen könnte, ein durch die Salzsäure erzeugtes Derivat des Farbstoffes, so müsste dasselbe bei der Behandlung der Gewebe mit Salzsäure nothwendig an allen Chlorophyllkörnern ohne Ausnahme zur Erscheinung kommen. Denn es lehrt ja schon der Augenschein, dass die Chlorophyllkörper eines normalen Gewebes und namentlich die einer und derselben Zelle wesentlich gleichartig sind und man ist zweifellos nicht berechtigt, einen Unterschied in der Beschaffenheit des Farbstoffes an den verschiedenen Chlorophyllkörpern derselben Zelle zu statuiren.

Die Reaction mit Salzsäure, die an vielen Chlorophyllkörpern eintritt, gleichzeitig aber an anderen Chlorophyllkörpern desselben Gewebes und derselben Zelle fehlt, verräth daher die Existenz eines besonderen Stoffes in ihnen, der nicht nothwendig in die Constitution des Chlorophyllkorns gehört, insofern er an normalen Chlorophyllkörpern fehlen kann, der aber in seiner allgemeinen Verbreitung in den grünen Geweben aller Chlorophyll-Pflanzen ein allgemeines und regelmässiges Bildungsprodukt der Chlorophyllkörper darstellt, welches, wie andere ähnliche Erzeugnisse derselben, zum Beispiel wie Stärke und Oel, in ihnen bald nachweisbar vorhanden ist, bald

fehlt, je nachdem er gerade in dem einzelnen Chlorophyllkorn sich angesammelt hat oder verbraucht ist.

Die sporadische Verbreitung des Hypochlorins in den Chlorophyllkörpern der mit Salzsäure behandelten Gewebe ist daher nicht nur ein Beweis für die Selbständigkeit des Hypochlorins als eines besonderen Stoffes in den Chlorophyllkörpern, sondern sie nöthigt zugleich zu der Annahme, das dasselbe in ihnen einem regelmässigen Verbrauche unterliegt. Die jedesmal vorhandene Menge in der Zelle entspricht daher nur dem zufälligen Ueberschuss seiner Bildung über seinen Verbrauch in den Chlorophyllkörpern zur Zeit der Untersuchung. Hieraus erklären sich dann die äusserst wechselnden Mengenverhältnisse von Hypochlorin, die sich in verschiedenen Zeiten in denselben Geweben vorfinden, sowie ferner der Umstand, den ich schon oben hervorhob, dass hin und wieder in einer einzelnen Zelle, oder in einer kleineren Gewebspartie die Reaction mit Salzsäure ganz unterbleibt.

Bei denjenigen Pflanzen, welche, wie dies bei einer grösseren Anzahl von Algen der Fall ist, keine eigentlichen Chlorophyllkörper besitzen, sondern an deren Stelle grössere zusammenhängende Chlorophyllmassen von verschiedener Form, kommt es nur selten vor, dass in der einen oder anderen Zelle, oder gar in dem einen oder anderen Faden das Hypochlorin ganz fehlt. Dagegen spricht sich der regelmässige Verbrauch desselben auch bei ihnen in der ausserordentlich variablen Quantität aus, welche zu verschiedenen Zeiten in ihren Zellen vorhanden ist. Hierfür geben namentlich die Spirogyren- und Oedogonien-Species leicht zu controlirende Beispiele ab, wenn man dieselben Species in verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Entwickelungszuständen untersucht.

Bei diesen Pflanzen mit ausgedehnten Chlorophyllbändern, Chlorophyllplatten u. s. w. wird zugleich die Selbständigkeit des Hypochlorins als eines unmittelbaren Bildungsproductes des Chlorophyllkörpers noch durch seine scharfe Localisation in der Chlorophyllmasse direct anatomisch sichtbar. Besonders leicht ist dies constatirbar an Spirogyren, Draparnaldien und Oedogonien.

Bei den Spirogyren treten die Hypochlorinbildungen als genau begrenzte Massen einzeln am Rande und in der Mittellinie der Bänder in weiten, man könnte fast sagen, nahezu gleichen Abständen

von einander auf (Taf. XIV. Fig. 2e, Taf. XVII. Fig. 2, 3, Taf. XXII. Fig. 2). Aehnlich verhalten sie sich in den Oedogonien mit längeren Zellen, sofern diese nicht schärfer gesonderte Chlorophyllkörper haben (Taf. XVI.). In den längeren Zellen der Stämme und Hauptäste der Draparnaldien liegen in dem Chlorophyll-Querbande überhaupt nur sehr wenige, oft nur ein oder zwei weit von einander entfernte, und scharf begrenzte Hypochlorinbildungen (Taf. XX. Fig. 6 u. 7).

In allen diesen Fällen ist es geradezu unmittelbar zu sehen, dass die durch die Reaction erkennbar werdenden Hypochlorinmassen selbständige, von der Grundmasse und dem Farbstoff des Chlorophyllkörpers verschiedene Bildungen sind, die nach Einwirkung der Säure an dem Orte ihrer Entstehung im Chlorophyllkörper sichtbar werden.

Bei diesen Pflanzen, den Spirogyren, Draparnaldien, Oedogonien etc., gelangt nun noch ein zweites anatomisches Verhältniss in dem örtlichen Vorkommen des Hypochlorins zum Ausdrucke, welches gleichfalls einen wichtigen Anhaltspunkt für die Beurtheilung der physiologischen Function dieses noch unbekannten Körpers in der grünen Pflanzenzelle bietet.

Die genannten Pflanzen besitzen, wie bekannt, in ihren Zellen eigenthümliche, histologische Elemente, welche man, da sie regelmässige Bildungsstätten von Stärke sind, Amylumheerde genannt hat. Nun zeigt sich eine ausgesprochene, höchst auffallende Beziehung der Hypochlorinbildungen zu den Amylumheerden.

Es erscheinen nämlich die Hypochlorinbildungen mit Vorliebe an der Peripherie der Amylumheerde und zwar schon früher, als die Stärke in diesen auftritt.

In den Draparnaldien findet sich in den Stammzellen, wie es scheint ohne Ausnahme, das Hypochlorin überhaupt nur an der Peripherie der Amylumheerde[1]) (Taf. XX. Fig 6, 7). Bei Oedogonien (Taf. XVI.) und Spirogyren (Taf. XVIII.) wenigstens vorzugsweise an diesen. Ja bei den letzteren darf man vielleicht behaupten, dass

---

1) Auf die Amylumheerde der Draparnaldien ist meines Wissens noch nicht aufmerksam gemacht. Sie sind in den Zellen der Stämme und primären Aeste sehr deutlich (a. a. a. Fig. 6 u. 7 Taf. XX.). Bei den dünnen peitschenförmigen Aesten der Astbüschel sind sie schwerer zu beobachten.

diejenigen Stellen im Chlorophyllbande, wo das Hypochlorin scheinbar ohne Beziehung zu einem Amylumheerde auftritt, praedestinirte Orte für die Amylumheerde sind.

Diese Annahme stützt sich auf eine noch unbekannte Thatsache in der Organisation der Spirogyren, die ich hier, da sie gleichfalls die Bedeutung des Hypochlorins in der Pflanzenzelle zu beleuchten geeignet ist, noch mit einigen Worten berühren will.

Die Plasmodienstränge, welche bei den Spirogyren von dem Centralplasma ausgehen, in welches der Cytoblast gebettet ist, verlaufen nämlich nicht, wie man gewöhnlich angiebt, in die wandständige Protoplasmaschicht, sondern sie selbst oder ihre primären, secundären und folgenden Gabeläste setzen sich mit ihren Enden an die untere, dem Zellumen zugekehrte Fläche der Chlorophyllbänder an. Hier nun münden sie typisch und regelmässig (Taf. XXIV. Fig. 4) in einen Amylumheerd und zwar gehen sie wie ein cylindrischer Schlauch in die Peripherie des Amylumheerdes über, so dass dieser gleichsam nur den Querschnitt eines cylindrischen Plasmodiumzweiges darstellt, in dessen Centrum ein protoplasmatischer, einem Nucleus ähnlicher Kern liegt. Wenn nun irgendwo das Ende eines solchen Plasmodiumstranges an der unteren Fläche der Bänder scheinbar an einer Stelle mündet, wo noch kein Amylumheerd vorhanden ist, so darf man sicher sein, dass hier ein Amylumheerd in Bildung begriffen ist. Mit der Vermehrung der Amylumheerde durch Theilung geht nämlich einerseits die gabelspaltige Theilung der letzten Endzweige der Plasmodienstränge Hand in Hand; andererseits aber geht diese auch der Theilung der Amylumheerde voraus, und der eine Gabelast bildet erst später, nachdem die beiden Gabeläste schon auseinander getreten sind, an seinem Ende im Chlorophyllbande einen neuen Amylumheerd.

Man findet daher stets zwei benachbarte Amylumheerde, die auch in benachbarten Windungen liegen können[1], durch die letzten Endigungen der Plasmodienstränge gleichsam brückenartig verbunden. — Auch in der [illegible] der Gabeltheilung der Plasmodien ist bei lebhafter Vegetation der Spirogyren eine — vielleicht einem Amylum-

1) Dies folgt aus der seitlichen Theilung der Amylumheerde und der darauf folgenden [illegible] der Bänder.



heerd verwandte, Verdickung vorhanden, in welcher eine bläschenartige Zelle liegt. So stehen die Amylumheerde unter sich und mit dem Cytoblasten in directer Verbindung durch die Plasmodienstränge und diese erscheinen als die Wege, auf welchen die Stoffe fortgeführt werden, die an der Peripherie der Amylumheerde gebildet werden. Hier aber bildet sich vorzugsweise das Hypochlorin, sowie auch an jenen Randstellen der Bänder, in welche man gleichfalls die Plasmodienstränge noch häufig münden sieht, und die, wie ich oben erwähnte, als früheste Entwickelungszustände von Amylumheerden zu betrachten sind.

So erscheint das Hypochlorin durch seine räumliche Vertheilung bei den Spirogyren und seine Bildung an den Enden des verzweigten Plasmodiensystems schon eine nahe Beziehung zu der Ernährung der Zelle zu verrathen. Und wenn auch diese Verhältnisse genau so, wie bei den Spirogyren, nur in wenigen Fällen wiederkehren, vielmehr durch Anpassungen und Einrichtungen anderer Art ersetzt werden — worüber ich mir weitere Mittheilungen vorbehalte —, so ist doch das constante Auftreten des Hypochlorins an der Peripherie der Amylumheerde bei allen Pflanzen, welche deutliche Amylumheerde besitzen, eine bedeutungsvolle Erscheinung, die eine genetische Beziehung beider Körper wahrscheinlich macht.

Der günstige Umstand, dass das Hypochlorin bei den Spirogyren an so genau bestimmten Orten auftritt, liess auch hoffen, dass es bei einiger Aufmerksamkeit gelingen müsse, in den frischen, noch nicht mit Salzsäure behandelten Chlorophyllbändern schon Andeutungen seiner Existenz oder Spuren des Stoffes aufzufinden, der die Reaction mit Salzsäure giebt.

Man kann nun in der That an den genannten Stellen der Spirogyren-Bänder, an welchen nach Einwirkung der Salzsäure die

---

1) Bei den grösseren Spirogyren, man untersuche zuerst die Formen der Spirog. crassa, sind alle diese Verhältnisse mit guten Immersionslinsen leicht zu beobachten. In den Fällen, in welchen die Zellen sehr lang werden, ist der Uebergang der Plasmodienstränge in die Amylumheerde nur in den mittleren Windungen zu sehen, weil die Gabeläste der Plasmodien, die den entfernteren Windungen zugehören, durch das Ausziehen der Windungen platt an die Hautschicht gedrängt, hier brückenartig die Windungen verbinden oder auch abreissen und obliteriren und durch die feineren Querströmchen zwischen den Windungen ersetzt werden.

Hypochlorinmassen zur Erscheinung kommen, auch in den frischen Pflanzen Erscheinungen wahrnehmen, die hier das Vorhandensein eines eigenthümlichen Körpers verrathen.

Bei leichten Eingriffen nämlich, die nur eine geringe Störung im Inhalte der Spirogyren hervorrufen, aber das Leben der Zellen nicht gefährden und auch die Ordnung in denselben nicht aufheben, zum Beispiel bei mechanischem Druck, oder bei starker Erwärmung, je nach der Species bei 30° oder 40° C., sieht man an hypochlorinreichen Exemplaren, namentlich von Spirogyra crassa oder anderen grossen Species, an den Randausbuchtungen der grünen Bänder und neben den Amylumheerden, also genau an den Erscheinungsstellen der Hypochlorinbildungen, grosse, helle, vacuolenartige Räume auftreten, die man gewöhnlich nicht bemerkt, und die mit einer das Licht stark brechenden, ölartigen Substanz erfüllt sind. Diese Oelvacuolen (Taf. XXII. Fig. 1) darf man nicht verwechseln mit den bekannten kleinen Fetttropfen, die häufig gleichfalls von den Spirogyren-Bändern abgeschieden werden und überall zerstreut in den Bändern auftreten können. Sie sind von ihnen wesentlich verschieden, bedeutend grösser, leichtflüssiger und scheinen von einer membranartigen Hülle begrenzt, die, wie es scheint, nur von einer Verdichtung des umgebenden Plasma herrührt (Taf. XIII. Fig. 13). Mit ihrer Erscheinung ist gewöhnlich eine geringe Contraction des grünen Bandes in seiner Breite und der Verlust der seitlichen Auszackungen des Bandes verbunden. Namentlich bei geringer Ewärmung kann man nun häufig sehr schön am Rande der Bänder unmittelbar beobachten, wie dies an einigen Stellen der Fig. 1 Taf. XXII. und bei a der Fig. 13 Taf. XIII. angedeutet ist, dass die grossen Oelvacuolen ihre Hülle durchbrechen, die hier eigentlich nur von dem Rande des Bandes gebildet wird und ihr flüssiger Inhalt verschwindend in die umgebende Masse der Hautschicht aufgenommen wird. Man kann endlich bei einiger Geduld an den grösseren Spirogyren, auch ohne absichtlich hervorgerufene Störungen, diese grossen Oelvacuolen spontan in den Bändern hier und da vereinzelt auftreten sehen. Ihr örtliches Zusammenfallen mit den durch Salzsäure hervorgerufenen Hypochlorinbildungen legt die Vermuthung nahe, dass es dieser ölige Stoff ist, welcher die Hypochlorin-Ausscheidungen bildet und diese Annahme stimmt auch mit den Erfahrungen über-

ein, welche die leichte Zerstörbarkeit des Hypochlorins in den grünen Geweben constatiren. Denn die beobachtete Ansammlung des Oeles in den grossen Vacuolen und das Verschwinden desselben und seine Aufnahme in das Protoplasma der Hautschicht, schon wenn geringe mechanische oder thermische Einflüsse auf die Chlorophyllbänder der Spirogyren stattfinden, liefert ein Verständniss für die Fälle, in welchen eine Störung oder ein Ausbleiben der Hypochlorin-Reaction beobachtet wird, und erklärt namentlich vollständig das auffallende Verhalten erwärmter grüner Gewebe, wenn sie mit Salzsäure behandelt werden.

Denn die Hypochlorin-Reaction, welche die Salzsäure in den frischen Geweben hervorruft, unterbleibt in den erwärmten Geweben jedesmal regelmässig und vollständig, wenn nur die Dauer der Erwärmung und die Höhe der Temperatur für die speciell untersuchten Gewebe genügt.

Bei Mesocarpus scalaris z. B., einer Pflanze, deren Zellen gewöhnlich äusserst reich an Hypochlorin sind (Taf. XVII. Fig. 1), genügt schon die mässige Erwärmung auf 42—43° C. während der Dauer von 5 Minuten, um das Hypochlorin völlig verschwinden zu machen, d. h. Mesocarpus-Fäden, welche vorher 5 Minuten lang auf 42° bis 43° C. erwärmt werden, zeigen, wenn sie nachher in der gewöhnlichen Weise mit Salzsäure behandelt werden, keine Spur mehr von jenen braunen Ausscheidungen, die sie bei Behandlung mit Salzsäure im frühsten Zustande, in so grosser Anzahl aufweisen. Dasselbe gilt auch für Cladophora. Die Zellen lebhaft vegetirender Exemplare dieser Alge sind nach Behandlung mit Salzsäure von den ausgeschiedenen Hypochlorinmassen oft wie übersäet (Taf. XIII. Fig. 5, 6). Nach einer Erwärmung von 5—15 Minuten in Wasser von 50° C., wobei der Zelleninhalt in Farbe und Form wesentlich unverändert erscheint, zeigen sie bei Behandlung mit Salzsäure keine Hypochlorinbildungen mehr.

Aehnlich verhalten sich, wie es scheint, alle Algen ohne eigentliche Chlorophyllkörner, so namentlich Spirogyren, Ulotricheen, Coleochaeteen, Oedogonien u. s. w.; bei ihnen genügt immer eine mässige Erwärmung auf 45° bis höchstens 50° zur Störung der Hypochlorin-Reaction. Dasselbe findet aber auch bei den Pflanzen mit eigentlichen, gut begrenzten Chlorophyllkörpern statt. Bei Nitellen, Charen

und selbst bei manchen höheren Gewächsen mit zartem Laube, z. B. bei Elodea, Callitriche u. s. w. fehlen die Hypochlorin-Bildungen durchweg oder fast durchweg, wenn sie vor dem Hinzufügen der Salzsäure auch nur kurze Zeit, eine viertel bis eine halbe Stunde, in Wasser von 50° C. erwärmt werden; doch muss erwähnt werden, dass bei diesen Pflanzen, und selbst bei Spirogyren, nach dieser Behandlung noch hier und da eine oder die andere Zelle oder Gewebspartie noch etwas Hypochlorin zeigen kann.

Andere Pflanzen bedürfen zur Zerstörung des Hypochlorins in ihnen schon eine höhere Temperatur oder eine längere Erwärmung.

So genügt, um noch einige Beispiele anzuführen, die Erwärmung auf 50° C. während 15 Minuten noch bei Fontinalis, aber nicht mehr bei Mnium, bei jungen Farnwedeln, bei Selaginellen, bei Vallisneria. Bei diesen Pflanzen muss man die Erwärmung bei 50° C. länger fortsetzen, oder eine höhere Temperatur von 60° bis 80° C. anwenden, oder sie kurze Zeit in Wasser aufkochen, oder den Dämpfen von siedendem Wasser aussetzen.

Worin diese Unterschiede begründet sind und warum bei dem einen Gewebe das Hypochlorin in den Chlorophyllkörpern leichter, bei anderen schwerer durch Wärme zerstört wird, konnte ich bisher noch nicht sicher ermitteln. Es ist aber gewiss, dass man bei vielen Pflanzen das Hypochlorin durch Erwärmung schon weit unter dem Siedepunkt des Wassers zum Verschwinden bringen kann. Und in den Fällen, wo dies unter diesen Umständen noch nicht gelingt, wird es doch sicher erreicht durch ein kurzes Aufkochen der Gewebe im Wasser oder durch die Behandlung derselben mit den Dämpfen von kochendem Wasser. Und zwar genügt es schon, die Gewebe etwa 15 Minuten lang den Dämpfen des Wassers auszusetzen. Doch habe ich oft die Behandlung länger, etwa eine halbe oder eine ganze Stunde und noch länger, fortsetzen müssen, bis der Zweck völlig erreicht war.

Das Hypochlorin verschwindet daher, wie man sieht, durch warmes Wasser, oder durch heisse Wasserdämpfe aus den Chlorophyllkörpern und dies geschieht ohne Beeinträchtigung des Farbstoffes und ohne wesentliche Störung der Chlorophyllkörper. Denn der Farbstoff der Chlorophyllkörper und auch die Form derselben — die letztere,

wenn nicht zu hohe Temperaturgrade angewandt werden — bleiben hierbei intact.

Die Erscheinungen, welche ich bei der Erwärmung grüner Gewebe und ihrer Behandlung mit Salzsäure an den Chlorophyllkörpern aufgefunden habe, stehen daher nach meiner Auffassung in folgendem Zusammenhang.

Werden die frischen Gewebe mit Salzsäure behandelt, so trennt sich ein ölartiger Stoff, den ich Hypochlorin nenne, von der Grundsubstanz und tritt in Form gerinnender, rostfarbiger Massen, die später krystallinische Gestaltung gewinnen, aus den Chlorophyllkörpern heraus (Taf. XXV. Fig. 7, 10, 11, 12). Hierbei quillt gleichzeitig auch ein Theil des Farbstoffes an seinen Träger gebunden, und mit den Hypochlorinmassen vereinigt aus ihnen hervor. Werden dagegen dieselben Gewebe mit Wasser erwärmt, so quellen aus den Chlorophyllkörpern nur die an Masse bedeutend geringeren, grünen Tropfen hervor (Taf. XXV. Fig. 2, 13, 14), welche blos aus dem Farbstoff und seinem Träger bestehen, aus denen daher niemals jene krystalloidischen Bildungen entstehen, welche an den durch Salzsäure hervorgerufenen Ausscheidungen sich bilden. Denn das Hypochlorin wird durch die Erwärmung in den Chlorophyllkörpern zerstört. Werden daher die erwärmten Gewebe auch nachträglich noch mit Salzsäure behandelt (Tafel XXV. Fig. 8, 15, 16), so treten doch keine wesentlichen Veränderungen an den erwärmten Chlorophyllkörpern mehr auf. Es ändert sich nichts mehr, weder an der Grundsubstanz noch an den ausgeschiedenen Tropfen. Diese nehmen auch jetzt keine krystallinische Gestaltung an, gewinnen höchstens unter dem Einflusse der Salzsäure einen etwas veränderten Farbenton und werden etwas bräunlicher. Aber auch aus der Grundsubstanz tritt nicht, wie man etwa glauben könnte, jetzt noch nachträglich, durch die Einwirkung der Salzsäure veranlasst, das krystalloidische Hypochlorin hervor. Es ist dasselbe durch die Erwärmung zerstört und deshalb nicht mehr, weder in den ausgeschiedenen Tropfen noch in der Grundsubstanz zu entdecken.

Nicht blos Wärme, auch andere schädliche Einflüsse, welche die normale Beschaffenheit des Zellinhalts nur wenig verändern, zerstören schon das Hypochlorin in den Chlorophyllkörpern. Es kann dies selbst geschehen ohne jede sichtbare Veränderung in der Beschaffen-

heit der Chlorophyllkörper. In Zellen, die solche Einflüsse erfahren haben, kommt daher die Hypochlorin-Reaction an den Chorophyllkörpern nicht zur Erscheinung.

Zellen in solch abnormen, oder krankhaften Zuständen findet man leicht an cultivirten Spirogyren und Nitellen. Auch lassen sie sich absichtlich hervorrufen. Cultivirte Spirogyren leiden häufig in der Cultur, auch wenn sie nicht gerade von Parasiten angegriffen werden. Die Zeichen beginnender Erkrankung machen sich früh an den grünen Chlorophyllbändern bemerkbar. Diese verlieren ihre Randfigurationen, contrahiren sich stellenweise und zerfallen, wenn die Krankheit weitere Fortschritte macht, in einzelne unförmliche Partien. Häufig sind dies nur Zeichen einer schlechten Ernährung. Hierbei erleidet die Farbe der Bänder nicht die geringste Beeinträchtigung und auch die bekannten Einschlüsse derselben, Amylumheerde und Fetttropfen, können hierbei ungestört fortbestehen. An demselben Spirogyra-Faden können viele Zellen noch ganz gesund sein, während andere schon alle Grade der Erkrankung zeigen.

Behandelt man nun solche Spirogyren-Fäden, an denen einzelne Zellen derartige leichte Abnormitäten der Bänder aufweisen, mit Salzsäure (Taf. XXIII. Fig. 1), so treten die Hypochlorinbildungen nur in den vorher gesunden Zellen (a a) auf, in den erkrankten dagegen fehlen sie, auch wenn nur geringe Abnormitäten der Bänder vorliegen, entweder ganz, oder es finden sich nur Spuren von ihnen vor.

Aehnliche Erscheinungen lassen sich an Nitellen beobachten.

Durchschnittene Nitellazellen — Blattsegmente und Internodien — zeigen, wenn sie sofort mit Salzsäure behandelt werden, die Hypochlorinbildungen in regelmässiger Weise an allen oder an vielen Chlorophyllkörpern (Taf. XXI. Fig. 1; Taf. XXIV. Fig. 3 unten). Wird aber die Salzsäure hinzugefügt, nachdem die Verletzung schon längere Zeit bestand, so fehlen sie, wenigstens häufig. Auch in unverletzten Zellen fehlen sie, wenn diese sich in einem abnormen Zustande befinden, so zum Beispiel, wenn der Inhalt sich spontan contrahirt hat. Die Chlorophyllkörper der Nitella-Zellen mit contrahirtem Plasmaschlauche (Taf. XXIII. Fig. 2a) können hierbei sowohl in ihrer Farbe, als auch in ihrer Form völlig intact

sein und doch findet man an ihnen nach Behandlung mit Salzsäure keine Spur von Hypochlorin, obgleich alle benachbarten Zellen (Taf. XXIII. Fig. 2b) desselben Blattes und des ganzen Sprosses, zu dem es gehört, in normaler Weise reichlich Hypochlorinbildungen an ihren Chlorophyllkörpern aufweisen.

Solche Zustände der Zellen lassen sich endlich, namentlich leicht an Spirogyren, absichtlich erzeugen, wenn man diese empfindlichen Pflanzen unter ungünstigen Lebensbedingungen cultivirt.

Ich habe schon angeführt, dass sich ausnahmsweise hin und wieder auch an hypochlorinreichen Geweben Zellen finden, in denen, obgleich sie keine auffallenden Krankheitserscheinungen zeigen, die Hypochlorin-Reaction mit Salzsäure dennoch unterbleibt (z. B. Taf. XIV. Fig. 8). Es ist nun allerdings nicht ausgeschlossen, dass solche Zellen ganz normale und gesunde Zellen sind, in welchen das Hypochlorin nur im Stoffwechsel verbraucht und noch nicht wiedererzeugt ist; allein es ist nicht unwahrscheinlich, dass in vielen hierher gehörigen Fällen die Zellen sich doch schon in einem abnormen Zustande befinden, der äusserlich nur nicht erkennbar, aber durch den Verlust des Hypochlorins schon nachweisbar wird.

Die hier dargelegten Thatsachen führen daher zu der Annahme, dass in den Chlorophyllkörpern allgemein verbreitet ein flüssiger, ölartiger Stoff vorkommt, der neben dem Farbstoff und seinem Träger als ein selbständiger Körper in ihnen besteht, und ebenso, wie er in ihnen gebildet wird, bei seinem Verbrauche im Stoffwechsel auch wieder aus ihnen verschwinden kann.

Wie derselbe nun in den Chlorophyllkörpern selbst sich zu der Grundsubstanz verhält und in ihr verbreitet ist, lässt sich gewöhnlich in den normalen grünen Chlorophyllkörpern nicht direct wahrnehmen; doch geben hierüber die bereits im Eingange besprochenen Structurverhältnisse der Chlorophyllkörper, auf die ich jetzt zurückkommen muss, einige Anhaltspunkte.

Die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper erscheint, wie schon erwähnt wurde, nach Erwärmung oder Behandlung mit Salzsäure in ihrer Masse differenzirt (Taf. XX. u. XXV.). Diese Beschaffenheit tritt an ihr um so deutlicher und schärfer hervor, je mehr sie von dem Farbstoff und dem vorhandenen Hypochlorin befreit ist (Taf. XXV. Fig. 1; Taf. XXIV. Fig. 5, 6, 7, 8, 9). Am besten geschieht

dies, wenn man den Chlorophyllkörpern abwechselnd durch Erwärmung ... sserdampf und durch Behandlung mit Salzsäure den ... und das Hypochlorin völlig entzieht.

Da das Hypochlorin mit den Lösungsmitteln des Chlorophyllfarbstoffes ... chbar ist, und durch dieselben daher gleichzeitig mit dem ... extrahirt wird, so kommt die gleiche Structur der Gru... auch zum Vorschein, wenn man die Chlorophyllkörper durch ... Behandlung mit Alkohol, oder mit anderen Lösungsmitteln voll... entfärbt. Endlich auch dann, wenn man die Körper, ... aufgenommen werden, durch intensives ... em ... nden Abschnitte dieses Aufsa... werde, noch in den Chlorophyllkörpern ...

... diesen ... Grundsubstanz in derselben ... ses ... rade der Umstand, dass diese ... ngsweisen, durch Wärme, durch Salzsäure, durc... ungs... durch Licht ganz ohne Einfluss auf die Ersch... ung sind, zeigt offenbar, dass in dem Bau der entfärbten Chloroph... rper sich die normale Structur und Organisation derselben im natürlichen Zustande ausdrückt.

Um dieselbe deutlich zu erkennen, bedarf es guter und starker Immersionslinsen. Soviel ist leicht zu sehen, dass die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper keine structurlose, gleichartig homogene Substanz darstellt. Man könnte nach einigen Bildern, die man erhält (Taf. XXIV. Fig. 6), versucht sein, anzunehmen, dass sie von einer gleichmässigen, weicheren Substanz gebildet wird, in welcher dichtere Elemente, Körperchen oder Stäbchen, etwa wie in manchen Zuständen ruhender Zellkerne, eingebettet sind. Doch erhält man an guten Präparaten und in den Fällen, in welchen die Zeichnung am schärfsten erscheint (Taf. XXIV. Eig. 5, 7, 9), den bestimmten Eindruck eines von Höhlen durchsetzten Gebildes von gleichsam siebförmiger Structur; und an der Peripherie der erwärmten, oder mit Salzsäure behandelten Chlorophyllkörper (Taf. XXV.) lässt sich fast regelmässig hier und dort direct wahrnehmen, dass die austretenden grünen Tropfen und die rostbraunen Massen noch hier und da in diese Höhlen oder Lücken der porösen Substanz hineinragen und

dass sie aus diesen, wie aus den Maschen eines Netzes hervorgetreten sind.

Die feste Grundsubstanz der Chlorophyllkörper, die ihre Form bestimmt, bildet daher ein schwammförmiges Gerüste, welches im normalen Zustande von dem ölartig-flüssigen Träger des Farbstoffes und dem Hypochlorin durchtränkt ist. In den Fällen, in welchen bereits feste secundäre Einlagerungen, z. B. Stärkekörner, im Chlorophyllkorn auftreten (Taf. XXIV. Fig. 8), kann man sich durch geeignete Färbungsmittel noch überzeugen, dass das schwammförmige Gerüste nur den peripherischen Theil des Gebildes ausmacht, dass, mit andern Worten, die Chlorophyllkörper eigentlich Hohlkörper mit netzartig durchbrochener Hülle darstellen, in deren Innerem die secundären Bildungsproducte als fremdartige Einschlüsse abgelagert werden. Denselben schwammförmig-porösen Charakter der Grundsubstanz zeigen endlich, wie ich noch hier bemerken will, ebenso schön oder noch schöner als die Chlorophyllkörper, jene grösseren zusammenhängenden Chlorophyllmassen, Chlorophyllbänder und Chlorophyllplatten von Spirogyren, Mesocarpus, Closterium u. s. w., die dort die Chlorophyllkörper vertreten.

Offenbar ist die hier nachgewiesene Organisation der Chlorophyllkörper ihrer Function vorzüglich angepasst, denn ihr eigenthümlicher, poröser Bau und die Durchtränkung der schwammförmigen Substanz mit einem leicht verharzenden Oele macht die Chlorophyllkörper zu besonders geschickten Organen für die Gasaufnahme, namentlich aber für die Condensation und Bindung des Sauerstoffes.

In Bezug auf den Nachweis der hier mitgetheilten Thatsachen sei zum Schlusse noch bemerkt, dass die Salzsäure durchaus nicht das einzige Mittel ist, um das Hypochlorin von der Grundsubstanz zu trennen und die Hypochlorin-Ausscheidungen an den Chlorophyllkörpern hervorzurufen. Auch andere Säuren, Schwefelsäure, Pikrinsäure, Essigsäure bewirken in vielen Fällen das Gleiche. Allein diese Säuren verlangen bei ihrer Anwendung mehr Vorsicht und die Resultate, die man erhält, sind unsicher. Im concentrirten Zustande sind sie wegen ihrer eingreifenden Nebenwirkungen nicht anwendbar und es muss daher für jeden besonderen Fall die richtige Concentration und die Dauer der Einwirkung durch Vorversuche ermittelt werden. Schon deshalb erhält man bei ihrer Anwendung nicht so

reinliche und brauchbare Präparate, wie bei Anwendung von Salzsäure. Nichtsdestoweniger haben mir hin und wieder die folgenden Concentrationen: 1 Vol. Pikrinsäure auf 3 bis 6 Volumina Wasser; 1 Vol. Eisessig auf 2 bis 4 Vol. Wasser; und sehr verdünnte Schwefelsäure, etwa 1 Vol. Schwefelsäure auf 20 bis 40 Volumina Wasser, entschiedene und deutliche Resultate geliefert.

Aber auch ohne Anwendung von Säuren findet man häufig in alten Präparaten das Hypochlorin gleichsam spontan oder vielmehr unter Einwirkung der Conservirungsflüssigkeit aus den Chlorophyllkörpern hier und da hervorgequollen. So fand ich dasselbe bei Durchsicht mehrerer Jahre alter Präparate, die in Hantz'scher Flüssigkeit, in verdünntem Glycerin, in Chlorcalcium lagen, vereinzelt an den Chlorophyllkörpern einiger Zellen ausgeschieden.

Diese Fälle genügen jedenfalls, um zu zeigen, dass diese Erscheinung kein specifisches Resultat der Salzsäure-Wirkung ist und da diese Säure ein unfehlbares Mittel ist, die Erscheinung in der leichtesten und bequemsten Weise hervorzurufen, habe ich die Bedingungen nicht weiter verfolgt, die für die sichere Hervorrufung der Erscheinung durch andere Reagentien eingehalten werden müssen.

Nebenbei sei auch noch erwähnt, dass in manchen Fällen Eisessig in der Concentration 1 Vol. Essig auf 2 Volumina Wasser ein sehr brauchbares Mittel ist, um die siebförmige Structur der Grundsubstanz prächtig zur Erscheinung zu bringen.

II. Ueber eine Methode microscopischer Photochemie.

Ich lasse meinen Untersuchungen über Lichtwirkung in der Pflanzenzelle eine Beschreibung der Methode vorangehen, mit welcher sie ausgeführt sind.

Ich beabsichtigte mit derselben photochemische Wirkungen auf organische Gebilde direct unter dem Microscope an microscopischen Präparaten hervorzurufen und dieselben gleichzeitig zu beobachten. Ich hoffte auf diesem Wege die Wirkungen des Lichtes auf den Inhalt der Pflanzenzelle unmittelbar zur Anschauung zu bringen.

Nach den Resultaten, die ich erhielt, halte ich diese Methode in der That auch für vollkommen geeignet, um die Licht- und Wärme-Absorptionen der einzelnen Bestandtheile der Zellen und Gewebe kennen zu lernen und die Vorgänge festzustellen, welche die Sonnenstrahlen im Inneren der Pflanzengewebe anregen.

Auch für die Kenntniss des Gaswechsels im weissen und farbigen Lichte bildet diese directe photochemische Methode eine wesentliche Ergänzung und Erweiterung der bisher geübten gasanalytischen Methode und gestattet eine richtigere und vollständigere Deutung der über die Athmung der Gewächse gewonnenen Erfahrungen.

Denn auch die genaueste qualitative und quantitative Controle der eingeathmeten und ausgeathmeten Luft giebt keinen directen Aufschluss über den Antheil, welchen die einzelnen Zellbestandtheile an den Vorgängen nehmen. Anders, wenn die chemischen Wirkungen des Lichts durch Bestrahlung der Zelle unter dem Microscope unter Bedingungen erzeugt werden, die eine rasch eintretende Wirkung hervorrufen und deren Abänderung in der Hand des Beobachters liegt. Anstatt dieselben auf Umwegen aus der Beschaffenheit der Gasgemenge bei der Athmung zu erschliessen, lassen sie sich unmittelbar an den Veränderungen studiren, welche der Zellinhalt unter dem Auge des Beobachters erleidet. Durch geeignete Variation der Versuche kann man dann ferner die Bedingungen feststellen, unter welchen überhaupt photochemische Wirkungen in der Pflanzenzelle eintreten und ausbleiben, und auch die besonderen Körper bestimmen, an welchen sie eintreten.

Die Berechtigung dieser Methode, so fremdartig sie auf den ersten Blick gegenüber der gewöhnlichen Weise microscopischer Beobachtung erscheint, ergiebt sich aus ihren Resultaten und ist an sich klar, sobald man, wie es auch die Versuche nachweisen, voraussetzt, dass photochemisch empfindliche Substanzen im Zellinhalte vorhanden sind.

Es muss daher die photochemische Wirkung auch im Inneren der Zelle an den Veränderungen ihres Inhalts direct beobachtet werden können, und es kommt nur darauf an, genügend hohe Lichtintensitäten anzuwenden, um einen raschen und in die Augen fallenden Erfolg zu erzielen.

Versuche mit intensivem Lichte an Pflanzen waren ausserdem schon mit Rücksicht auf die bisherigen Versuche im farbigen Lichte wünschenswerth. Denn es erschien mir als ein fühlbarer Mangel in den vorhandenen Versuchen über die relative Energie der Spectralfarben im Gaswechsel der Pflanzen, dass sie bisher ausschliesslich mit niedrigen und nur ungenügenden Lichtintensitäten ausgeführt waren.

Offenbar befinden sich die Pflanzen, die hinter farbigen Schirmen wachsen, gegenüber ihren normalen Bedingungen in relativer Dunkelheit und dies gilt, was nicht übersehen werden darf, auch bezüglich der Farbe, deren Wirkung man untersuchen will. Die erhaltenen Ergebnisse entsprechen daher nur den Wirkungen geringer Lichtintensitäten und ihnen fehlt, wie der Mangel der Uebereinstimmung bei den verschiedenen Experimentatoren zeigt, auch jene Evidenz, welche unmittelbar eintretende, augenfällige Wirkungen in dem Beobachter hervorrufen.

Am fühlbarsten wird aber dieser Umstand gerade bei den sogenannten chemischen, den blauen und violetten Strahlen, von denen man allgemein annimmt, dass sie nur bei den heliotropischen Phänomenen wirksam sind, den Gaswechsel der Vegetation aber nur wenig oder gar nicht beeinflussen.

Denn alle farbigen Schirme und Flüssigkeiten, die man anwandte, um sogenanntes monochromatisches, blaues und violettes Licht zu erzeugen — blaue Gläser und genügend concentrirte Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak — sind ungemein dunkel. Sie lassen im Tageslicht und im gewöhnlichen Sonnenlicht ein Licht von sehr geschwächter Intensität hindurch, welches bedeutend geringer ist, als die der entsprechenden, im Sonnenlichte direct wirksamen Farbe, deren Effect doch untersucht werden soll.

Bei den angewandten grünen und gelben Schirmen — Lösungen von Chlorkupfer und Kalibichromat oder grünen Gläsern — ist dies in geringerem Grade der Fall, wie schon die unmittelbare physiologische Empfindung ihrer Helligkeit erkennen lässt, die, wenn auch kein absolutes, so doch immerhin ein gewisses approximatives Maass der Intensität abgiebt.

Die Intensität der Wirkung ist aber unzweifelhaft in den Versuchen mit bestimmten farbigen Schirmen von der Lichtstärke der

wirksamen Farbe abhängig und die auffallend geringen Wirkungen, die man bei den Versuchen im blauen Lichte erhielt, erklären sich deshalb zum grossen Theile schon aus der Undurchsichtigkeit der angewandten Schirme.

Hierzu kommt der unberücksichtigte Umstand, dass die blauen Strahlen, weil sie vorzugsweise, und stärker als die grünen und gelben, vom Chlorophyll absorbirt werden, auf die vom Chlorophyll geschützten Bestandtheile des Zelleninhalts, auch wenn man die Intensität der Bestrahlung gleichsetzt, doch nur mit einer geringeren Intensität zur Wirksamkeit gelangen.

Werden daher die Resultate bei den Versuchen im verschiedenfarbigen Lichte ohne Rücksicht auf die schützende Function des Chlorophyllfarbstoffs, die aus meinen Untersuchungen hervorgeht, beurtheilt, so gelangt man nothwendig zu Fehlschlüssen über die relative Energie der verschiedenfarbigen Strahlen im Sonnenlichte. Man muss deshalb, schon um die specifischen Chlorophyll-Absorptionen zu compensiren, bei den Versuchen im blauen Lichte höhere Lichtintensitäten in Anwendung bringen.

Einige Bedenken, welche die Anwendung von intensivem Licht noch erregen könnte, werden bei der Beschreibung der Methode und bei der Darlegung der gewonnenen Resultate ihre Erledigung finden.

Das einfachste Mittel auf microscopische Objecte während der Beobachtung derselben intensives Licht einwirken zu lassen, ist offenbar die Concentration der directen Sonnenstrahlen auf das Object mit Hülfe einer unter dem Tisch des Microscopes angebrachten Linse. Genügende Intensitäten erhält man leicht, wenn der Durchmesser der Linse gross genug ist und wenn das Object in die Ebene des Sonnenbildes gebracht wird, welche in der Brennweite der Linse vermittelst des gegen Sonne und Linse richtig gestellten Planspiegels erzeugt wird.

Die Bedingungen, welche ausserdem für die richtige Ausführung der Versuche nöthig sind, sind höchst einfach und ergeben sich von selbst. Sie sind folgende.

Man muss, um vergleichbare Resultate zu erhalten, die Objecte immer genau in der Ebene des Sonnenbildes, oder in bestimmten Entfernungen von der dasselbe entwerfenden Linse einstellen. Man muss ferner für die Versuche mit farbigem Lichte in bequemer

Weise verschiedenfarbige Schirme oder Flüssigkeiten in den Weg der Strahlen einschalten können. Ebenso muss man zur Vermeidung von höheren Wärmegraden, wo dies nöthig wird, auch passende Vorrichtungen zur Absorption der dunklen Wärmestrahlen — soweit dies eben angeht — anbringen können. Ferner muss die Möglichkeit gegeben sein, die Objecte während der Bestrahlung mit dem intensivem Lichte gleichzeitig verschiedenen Gasen und Gasgemengen auszusetzen. Die Einrichtung muss es daher gestatten, die Objecte in microscopischen Gaskammern unterzubringen. Und endlich muss, damit überhaupt eine micros[illegible]eobachtung möglich sei, das Auge des Beobachters [illegible] farbige Gläser, oder Rauchgläser von verschiedener [illegible]chützt werden.

Diese Bedingungen [illegible]rfüllen und es sind verschiedene Einrichtungen d[illegible]n genügen. Ich bin nach mancherlei Abänder[illegible]den stehen geblieben, welche ohne zu grosse Comp[illegible]ation den Zweck in bequemer Weise erfüllt.

Ich habe für [illegible]e photochemischen Versuche ein besonderes microscopisches Stativ von Schmidt und Haensch bauen lassen, welches im Allgemeinen die Form der alten Stative von Plössl und Schiek besitzt und ohne Schwierigkeit gestattet unter dem hoch angebrachten, beweglichen Objecttisch eine umfangreiche Linse und die nöthigen Absorptionsgefässe für Flüssigkeiten anzubringen. In seinen Dimensionen ist dasselbe, um dem Apparat die nöthige Festigkeit zu geben und wegen des Umfanges der das Sonnenbild entwerfenden Linse, noch grösser gehalten, als dies selbst bei den ältesten Microscopen von Schiek und Plössl üblich war. Die Grössenverhältnisse der Theile werden aus der Figur 2, Taf. XXVI. ersichtlich, welche das Microscop in $^1/_5$ der natürlichen Grösse wiedergiebt.

Ein dreiarmiger Fuss trägt die starke, etwas conische Säule, welche in der Höhe von 21 Centimeter über dem Fuss einen festen, grossen, 1 Centimeter starken, unbeweglichen und in der Mitte durchbohrten Tisch, c, trägt, in dessen mittlerer mit einer Schraubenmutter versehenen Oeffnung, die Linse, l, eingeschraubt ist, welche das Sonnenbild entwirft. Von diesem Tisch erhebt sich die dreieckig-prismatische, mit 2 Trieben, t, t, versehene Zahnstange, z, an welcher der eigentliche, hier bewegliche Objecttisch, o, und der Tubus

des Microscopes vermittelst ihrer zugehörigen Triebe auf und ab bewegt werden und in beliebiger Höhe über dem festen Tisch, c, der die Linse trägt, eingestellt werden können. Eine Micrometerschraube, m, ausserhalb am Tubus angebracht, ermöglicht noch die feinere Einstellung des Sonnenbildes. Der Spiegel, s, welcher einen Durchmesser von 16 Centimeter hat, ist $16^1/_2$ Centimeter unterhalb des festen Tisches für die Linse angebracht und empfängt die Sonnenstrahlen von einem Heliostaten, dessen Spiegel, Fig. 7, die nöthige Grösse haben muss, um den Spiegel des Microscopes bei jeder Sonnenhöhe voll zu beleuchten.

Die Linse, welche das Sonnenlicht entwirft, braucht nicht achromatisch zu sein, schon weil die meisten Versuche doch mit gewissermassen einfarbigem Lichte gemacht werden. Diejenige, die ich gewöhnlich anwende, ist ein Doublett aus zwei planconvexen Linsen bestehend, die in ihrer gemeinsamen Fassung 28 mm. von einander abstehen. Die untere hat eine Oeffnung von 66 mm. und eine Brennweite von 93 mm., die obere eine Oeffnung von 48,4 mm. und eine Brennweite von 35 mm. In ihrer Combination entwerfen sie bei vollkommener Spiegelung ein gut umschriebenes rundes Sonnenbild, welches am Rande nicht störend gefärbt ist, von 0,35 mm. im Durchmesser.

An dem unteren Ende ihrer Fassung ist diese Linse noch mit einer Schraubenmutter versehen, vermittelst welcher sich eine Scheibe anschrauben lässt, die 2 federnde Klemmen, k, trägt. Die absorbirenden Mittel zur Gewinnung einfarbiger Sonnenbilder und zur Abhaltung der dunklen Wärmestrahlen lassen sich nun entweder mit Hülfe der ebengenannten federnden Klemmen unterhalb der Linse anbringen und festhalten, oder, wenn man will, nach Bedürfniss und Bequemlichkeit oberhalb derselben auf dem festen oder beweglichen Tisch, z. B., wenn dies nöthig sein sollte, die Absorptionsgefässe für die dunklen Wärmestrahlen unterhalb der Linse und die farbigen Flüssigkeiten oder Schirme zur Erzeugung des Sonnenbildes oberhalb derselben u. s. w.

Als Gefässe zur Aufnahme der Flüssigkeiten wendet man bekannter Weise am besten 2 durch einen beliebig dicken Glasring getrennte plangeschliffene Glasscheiben an, die von Gummiringen zusammengehalten werden (Fig. 4). Diese so hergerichteten Absorptions-

apparate werden von den federnden Klemmen unterhalb der Linse leicht festgehalten.

In manchen Fällen ist es bequemer, an Stelle dieser Absorptions-Apparate die kleinen Fläschchen mit eingeriebenem Glasstöpsel (Fig. 5), wie sie Desaga seinen Spectralapparaten beigiebt, zu benützen. Obgleich sie nicht ganz so reine und scharfe Bilder geben, wie die vorher genannten Apparate, so genügen sie doch bei vorsichtigem Gebrauch vollkommen für den vorliegenden Zweck. Doch lassen sie sich nicht in den Dimensionen herstellen, um sie unterhalb der Linse, die ja ganz von ihnen [illegible]deckt werden müsste, anzubringen. Die grössten, die mir Greine[illegible] und Friederichs in Stützerbach in Thüringen anfertigten, sind [illegible] mm lang, ebenso breit und $8^1/_2$ bis 9 mm. hoch. Sie e[illegible]üssigkeitsschichten von 5 bis 6 mm. Dicke anzuwenden, u[illegible]kommen ausreichen. Legt man sie auf den beweglichen [illegible] [illegible]licroscopes über dessen mittlerer Oeffnung, so sind sie gerade gross genug, um bei meiner Vorrichtung den ganzen Lichtkegel aufzunehmen, der aus der Linse austritt. Damit der Objectträger, oder die Gaskammer mit dem Versuchsobjecte, nicht unmittelbar auf diese Fläschchen zu liegen kommt, kann man dieselben durch einen Glasring von passender Höhe unterstützen. Für Versuche mit Gasen benütze ich bei diesen Experimenten im intensivem Licht an Stelle der gewöhnlichen gläsernen Gaskammern, die hier aus mancherlei Gründen unbequem sind, niedrige Metallkästen, deren unterer Boden von einer eingekitteten Glasplatte gebildet wird und deren Deckel in der Mitte eine Oeffnung besitzt, welche durch ein innen angekittetes Deckglas verschlossen ist. Der Deckel wird beim Gebrauche gut verschmiert und durch angebrachte Klammern und Schrauben genügend angepresst. Diese Gaskasten (Fig. 3) haben mir gleichfalls Schmidt und Haensch in Berlin angefertigt.

Bei den Versuchen im intensiven Licht beschlägt aber häufig, wenn die Gase durchgeleitet werden, der Boden der Gaskammern und wird undurchsichtig. Das Bild wird dadurch schon nach kurzer Zeit undeutlich und der Versuch wird unausführbar. Um dies zu vermeiden, muss man den Boden der Gaskammern mit einer Wasserschicht bedecken. Zu dem Ende habe ich, um das Durchströmen der Gase nicht zu hindern, auf diesem Glasboden der Kammer

seine Mitte umziehend, einen Lackrahmen von passender Grösse angebracht, dessen innerer Raum mit der möglichst ebenen Wasserschicht bedeckt wird. — Durch Vorschieben und Wegnahme eines Schirmes, Fig. 8, der vor dem Spiegel des Microscopes aufgestellt, die leuchtenden Strahlen empfängt, können die Versuche jeden Augenblick unterbrochen und bei unveränderter Lage des Versuchsobjects und der Versuchsbedingungen wieder aufgenommen werden. Es ist dies nöthig, um die Wirkung unterbrochener und continuirlicher intensiver Beleuchtung vergleichen zu können und ist auch bequem, wenn man während der Versuche die Beschaffenheit des Objectes bei anderer Beleuchtung, als der des Versuches, controliren will, ohne das Object von seiner Stelle zu rücken. Hierzu genügt nach Vorschieben des Schirmes eine geringe Veränderung der Spiegelstellung des Microscopes gegen das Fenster und eventuell die Wegnahme des farbigen Absorptionsgefässes unter der Linse.

Die Gläser zum Schutze der Augen werden am besten in einer besonderen ocularartigen Fassung angebracht, die auf dem Ocular des Microscopes aufgelegt und leicht wieder weggenommen werden kann.

Die Versuche selbst werden folgendermassen ausgeführt.

Nachdem die farbigen Mittel angebracht, das Präparat hergestellt und auf den Objecttisch aufgelegt ist, wird zuerst, noch bevor das Versuchsobject sich im Gesichtsfelde befindet, durch richtige Stellung der beiden Spiegel des Heliostaten und des Microscopes, das Sonnenbild ins Gesichtsfeld gebracht.

Darauf werden nacheinander zuerst das Sonnenbild und dann das Versuchsobject, dieses, nachdem es ins Gesichtsfeld gerückt ist, scharf eingestellt. Die Einstellung des Sonnenbildes geschieht durch die Bewegung des Tubus, die Einstellung des Versuchsobjectes durch die Bewegung des beweglichen Tisches und man hat nur darauf zu achten, dass Sonnenbild und Versuchsobject gleichzeitig scharf gesehen werden. Ich gebrauche deshalb nur solche Vergrösserungen, die das Sonnenbild ganz zu überblicken gestatten und daher seine scharfe Einstellung ermöglichen.

Wenn alles Nöthige zur Hand ist, können diese Versuche ebenso schnell und leicht ausgeführt werden, wie jede gewöhnliche microscopische Beobachtung.

Es ist selbstverständlich, dass an dem Orte des Sonnenbildes eine bedeutende Wärmewirkung erzeugt wird, die zunächst ohne Gefahr für das Versuchsobject ist, weil sie vom Wassertropfen, in welchem das Object bei diesen Versuchen liegt, abgeleitet wird.

Nach und nach wird aber der Wassertropfen durch das kleine Sonnenbild doch so intensiv geheizt, dass seine Temperatur unter Umständen grösser werden kann, als es das betreffende Versuchsobject verträgt und dieses kann dann in Folge der hohen Temperatur des Wassertropfens, in dem es liegt, zu Grunde gehen oder beschädigt werden.

Man kann daher [illegible] en im intensiven Licht auf Erscheinungen stossen, [illegible] der hohen Temperatur im Wassertropfen und nic[illegible] Wirkungen der Bestrahlung des Objectes durch das [illegible] wird daher nöthig, die thermischen Wirkungen [illegible] Be[illegible] die im Versuche eintreten können, von den photochem[illegible] terscheiden.

Es ist dies nicht immer ganz [illegible] enn man unter Bedingungen arbeitet, die eine zu grosse Erw[illegible] des Wassertropfens, in welchem das Object liegt, gestatt[illegible] in, man kann diese Bedingungen in zahlreichen Fällen ausschliess[illegible] n und erhält dann unzweideutige photochemische Wirkungen in einer Zeit und unter Umständen, bei welchen die Temperatur im Wassertropfen keine schädliche Höhe erreichen kann.

Ich habe, um mich hiervon zu überzeugen, die Temperaturen, welche bei meinen Versuchen im Wassertropfen eintreten können, auf thermoelectrischem Wege und durch schmelzende Körper von bekanntem Schmelzpunkte zu bestimmen gesucht.

Es kommt hierbei darauf an, zu wissen, welche Temperatur im Versuchstropfen unter dem Mikroskope in der kurzen Zeit erreicht wird, in welcher während der Bestrahlung durch das Sonnenbild schon erscheinende Veränderungen wahrgenommen werden, also etwa in der Zeit von [illegible] bis [illegible] Minuten, welche völlig genügt, um bedeutende photochemische Wirkungen im Versuchsobjecte hervorzurufen.

Diese Temperatur hängt nun in erster Linie von der Farbe des intensiven [illegible] ab, durch welches der Tropfen geheizt wird, aber natürlich auch von der Grösse des Tropfens, von seiner anfänglichen Temperatur und von seiner Abkühlung während des Versuches.

Für die letztere kann man noch durch passende Objectträger Sorge tragen. Ich gebrauche hierzu anstatt der gläsernen metallene Objectträger, in deren Mitte zur Aufnahme des Objectes eine kleine Glasplatte eingelassen ist. Durch angebrachte metallische Arme, die (Fig. 3. Taf. XXVI.) über die Glasplatte hinweggreifen und sich zu einem Ringe verbinden, der im Versuchstropfen liegt, wird die metallische Leitung bis in die Mitte des Tropfens, welcher das Object enthält, fortgeführt. Legt man während des Versuchs auf diese Objectträger Eis und benützt sie, wie es die Figur zeigt, als Deckel der Gaskästen, die man beständig mit schmelzendem Eis gefüllt erhält, so kann man eine bedeutende und rasche Abkühlung des Tropfens, während er von dem Sonnenbildchen bestrahlt wird, erzielen.

Diese Vorsichtsmassregeln sind jedoch nur in seltenen Fällen nöthig; nur wenn man den Versuch im weissen und im warmen rothen Lichte anstellt und wenn man ihn eine längere Zeit ununterbrochen fortsetzen will. Denn bei dunklerfarbigem Lichte, in Versuchen mit grünen und blauen Sonnenbildchen, welche nur den kältesten Theil des Spectrums durchlassen, steigt bei meiner Vorrichtung auch ohne jeden Wasserschutz unter der Linse die Temperatur im Versuchstropfen in 15 bis 20 Minuten und länger nicht über 35° C., selbst wenn der Tropfen bei Beginn des Versuches eine Temperatur von 20 bis 25° C. besass. In diesen Fällen bedarf es daher keiner weiteren Mittel der Abkühlung, denn diese Zeit genügt unter allen Umständen übermässig zur Erreichung der ausgiebigsten und ausgedehntesten, photochemischen Wirkungen und diese Temperatur wird von allen Pflanzengeweben, auch den gegen Wärme empfindlichsten, ohne jeden Schaden ertragen. Diese Versuche in grünen und blauen Sonnenbildern sind daher auch entscheidend für die richtige Auffassung der Ursache der Erscheinungen, die bei der Bestrahlung in den Objecten eintreten.

Es mögen hier zur besseren Orientirung noch einige Notizen über die von mir gemachten Temperaturbestimmungen folgen, obgleich dieselben selbstverständlich nur für die Bedingungen Gültigkeit haben, unter welchen ich die Versuche angestellt habe.

Ich beschränke mich daher auf wenige Angaben.

Bei der thermoelectrischen Bestimmung der Wärme im Versuchstropfen wurde in der üblichen Weise die zusammengelöthete Spitze

eines Thermoelementes aus 2 feinen Dräthen von Eisen und Neusilber gerade so, wie sonst das microscopische Versuchsobject, in den Wassertropfen eingeführt und in dem betreffenden Sonnenbilde eingestellt. Die verlöthete Spitze war so klein, dass sie nahezu vollständig von dem Sonnenbilde getroffen wurde. Das Thermoelement war mit einem Galvanometer mit Spiegelablesung verbunden, dessen Ausschläge ihrem Wärmewerthe nach vorher empirisch bestimmt worden waren.

Für die Wärmebestimmung des Tropfens vermittelst schmelzender Körper wählte ich zwei [illegible] deren Schmelzpunkte in den Grenzen der schädlichen T[illegible] für Pflanzengewebe liegen. Nämlich Menthencampher, [illegible] schmilzt und auf den mich Herr College A. W. Hofma[illegible] [illegible]st aufmerksam machte, und Azoxybenzol, welches schon be[illegible] schmilzt und welches mir Prof. Ladenburg in Kiel [illegible] für mich darstellen liess. Microscopische, krystallin[illegible] dieser Körper wurden mit den Objecten ins Sonnenbild gebracht und das Eintreten der Abschmelzung ihrer Ecken und Kanten beobachtet.

So fand ich, dass im weissen Sonnenbilde die Temperatur des Wassertropfens, ohne und mit Wasserschutz unter der Linse, schon in wenigen Minuten, in 1—3 Minuten, 45° C. und noch mehr erreichen konnte, wenn die anfängliche Temperatur des Wassertropfens die gewöhnliche Zimmertemperatur war, beiläufig etwa 20° C., und wenn keinerlei besondere Vorsichtsmassregeln für die Abkühlung des Tropfens getroffen waren. Für farbige Sonnenbilder, deren Temperaturwirkungen unter gleichen Bedingungen bestimmt wurden, führe ich hier nur diejenigen Bestimmungen an, welche zur Beurtheilung der photochemischen Resultate von besonderer Wichtigkeit sind, nämlich die Temperaturwirkungen der rothen, grünen und blauen Sonnenbilder, die ich vorzugsweise bei meinen Untersuchungen benutzte und deren Absorptionsspectra in Figur 1 Taf. XXVI. dargestellt sind.

In diesen rothen Sonnenbildern:

erzeugt durch eine 5 mm. dicke Schicht einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff von der optischen Concentration, welche vom ganzen sichtbaren Theil des Spectrums nur den Anfang, das Roth bis höchstens zur Wellenlänge von 0,00061 mm. und Spuren im Blau-Violett etwa von 0,00043

bis 0,00041 mm. Wellenlänge durchlässt — γ und δ Fig. 1 Taf. XXVI.

kann gleichfalls schon nach 3 bis 5 Minuten im Versuchstropfen eine unter Umständen und bei längerer Dauer der Einwirkung für Pflanzengewebe schädliche Temperatur von 45° C. erreicht werden. — Die Erscheinungen, die in diesen rothen Sonnenbildern an den Objecten beobachtet werden, können daher, ebenso wie die in weissen Sonnenbildern, verschiedener Deutung unterliegen. Sie können Wirkungen der Bestrahlung sein, aber auch Temperaturwirkungen des Tropfens können hier mitwirken.

Dagegen in grünen Sonnenbildern: — ζ, η, ϑ Fig. 2 Taf. XXVI. — erzeugt durch eine 5 bis 6 mm, dicke Schicht einer Lösung von Chlorkupfer von der optischen Concentration, bei welcher höchstens der mittlere Theil des Spectrums etwa von Wellenlänge 0,00060 mm. bis höchstens 0,00045 mm. durchgeht —

Ebenso in blauen Sonnenbildern: — ι, $\varkappa$ Fig. 2 Taf. XXVI. — erzeugt durch eine 5 bis 6 mm. dicke Schicht von schwefelsaurem Kupferoxydammoniak von der optischen Concentration, die nur den stärker brechbaren Theil des Spectrums etwa von Wellenlänge 0,00051 mm. oder auch von Wellenlänge 0,00053 mm. an durchlässt,

erreicht auch bei langer Dauer des Versuches, wenn die Bestrahlung des Tropfens mit dem Sonnenbilde ununterbrochen 15 oder 20 Minuten und länger fortgesetzt wird, wie ich bereits oben anführte, die Temperatur des Tropfens keine höheren Grade als höchstens 35 bis 36° C., selbst wenn die anfängliche Temperatur des Tropfens schon 20 bis 25° C. betrug und keine besonderen Schutzmassregeln gegen die Wärme getroffen sind.

Die Erscheinungen, die mit diesen grünen und blauen Sonnenbildern im Objecte hervorgerufen werden, sind daher als directe Wirkungen der Bestrahlung anzusehen.

III. Lichtwirkung. Lichtstarre. Lichttod.

A. Allgemeine Orientirung über die Erscheinungen intensiver Lichtwirkung in der Pflanzenzelle.

Je nach der specifischen Energie, welche die verschiedenen Pflanzenzellen gegenüber der Einwirkung des Lichtes äussern, kann die Zeitdauer, bis zu welcher sichtbare Wirkungen in der bestrahlten Zelle eintreten, sehr verschieden sein.

In den meisten Pflanzenzellen jedoch, und ohne Ausnahme in allen grünen Zellen, treten bei der intensiven Lichtwirkung, die ich anwende, schon nach wenigen Minuten deutlich erkennbare Veränderungen in der Zelle ein. Man hat es ganz in der Gewalt, diese nur bis zu einem Grade zu führen, bei welchem trotz sichtbarer Umwandlungen im Zellinhalte das Leben der Zelle noch in keiner Weise gefährdet ist, oder sie bis zu eingreifenden Beschädigungen zu steigern, welche unmittelbar Lichtstarre und Lichttod nach sich ziehen.

Es giebt aber auch Zellen, namentlich nicht grüne Zellen, welche nur schwach auf Lichtwirkung reagiren und selbst im weissen concentrirten Sonnenlicht längere Zeit, eine halbe Stunde und länger, gegen die intensive Bestrahlung in meinem Apparate unempfindlich bleiben. So verhalten sich zum Beispiel auch farblose Schwärmzellen, die sonst sehr empfindlich gegen Wärmewirkung sind.

Diese Thatsache ist bezeichnend für die Beurtheilung der Erscheinung, denn sie zeigt schon, dass die bedeutende Wärmewirkung, die in dem Brennpunkte einer grossen Linse entsteht, von einer Zelle, die in einem Wassertropfen liegt, längere Zeit ohne Schaden ertragen werden kann und dass sie keineswegs immer zu einer nothwendigen Todesursache für die Zelle wird.

Um ein allgemeines Bild von der Erscheinung der Lichtwirkung zu geben, wähle ich als Beispiele Algen, Characeen, Moosblätter, Haare und zartere Blattgewebe von phanerogamischen Wasserpflanzen, bei welchen ganz allgemein die Wirkung der Bestrahlung schon in 2 bis 6 Minuten bemerkbar wird.

Bringt man die Zellen einer Spirogyra, z. B. von Sp. crassa, jugalis, quinina, Weberi, in das Sonnenbild, so ist die Erscheinung, welche sogleich in die Augen fällt, die völlige Zerstörung der grünen Farbe

der Chlorophyllbänder (Taf. XI. Fig. 1, 2, 3). Die Grundsubstanz der Bänder scheint dabei gar keine Veränderung erlitten zu haben, denn man sieht sie in ihrer Form, meist auch in ihrer Lage unverändert. Sogar die zackigen Randausbuchtungen der Bänder sind gewöhnlich völlig erhalten, und ebenso die Amylumheerde. Nur der Chlorophyllfarbstoff scheint verschwunden. Die insolirten Zellen machen vor näherer Untersuchung genau den Eindruck, als ob sie in Alcohol gelegen hätten. Aber die Entfärbung ist hier ganz local auf die insolirte Stelle beschränkt. Sie schneidet genau mit dem Rande des Sonnenbildes ab, wenn dieses scharf umschrieben war; eine geringere Wirkung macht sich über den Rand des Sonnenbildes hinaus nur bemerkbar, so weit vorhandene Zerstreuungskreise reichen.

Da man das Object nun beliebig weit in das Sonnenbild rücken kann, so ist dadurch die Möglichkeit gegeben, das Verhalten einzelner Zellenbestandtheile getrennt zu untersuchen. So kann man ein oder mehrere Windungen eines Spirogyra-Bandes, oder bei Zellen mit wahren Chlorophyllkörpern einige, oder auch nur ein einziges Chlorophyllkorn einer Zelle ins Sonnenbild bringen, während der übrige Theil der Zelle sich ausserhalb der Wirksamkeit desselben befindet. In solchen Fällen findet man dann auch innerhalb einer und derselben Zelle die Wirkung auf den vom Licht getroffenen Theil beschränkt. Derartig beschränkte Wirkungen zeigen viele der beiliegenden Abbildungen photochemisch entfärbter Zellen von Spirogyren (Taf. XI. Fig. 1–3); von Oedogonien (Taf. XII. Fig. 1); von Nitellen (Taf. XI. Fig. 11 u. 12, Taf. XII. Fig. 2, 4 u. s. w.). Es kann daher die eine Hälfte einer Windung eines Spirogyrabandes entfärbt sein, die andere noch grün (Taf. XI. Fig. 1b), oder die Mitte der Windung ist entfärbt, ihre in der Lage der Figur seitlichen Partien noch nicht (Taf. XI. Fig. 2), oder wie es oft bei sich kreuzenden Windungen der Fall ist, die Bänder sind entfärbt jedoch mit Ausnahme ihrer Kreuzungsstellen.

Die Wirkung des Lichtes ist aber nicht auf die Zerstörung des Farbstoffes beschränkt. Sie trifft auch den Zellinhalt und namentlich diejenigen Bestandtheile des Zellleibes, denen die Function der Athmung und Ernährung übertragen sind.

Gerade die Spirogyren sind vermöge ihrer ausgezeichneten Organisation, durch die Lage ihres Cytoblasten, durch die gesetzmässige

Anordnung der vom Centralplasma ausgehenden Stränge (Taf. XI. Fig. 8; Taf. XXIV. Fig. 4), von welcher bereits früher die Rede war, und durch die lebhafte Körnchenbewegung zwischen den Chlophyllbändern, vorzüglich geeignete Objecte, um die specifischen Wirkungen des Lichtes auf die Bestandtheile des Zelleninhaltes zu demonstriren.

Man sieht an ihnen unter dem Einfluss des Lichtes häufig schon vor, häufig erst nach vollendeter Entfärbung der Bänder weitgehende Störungen im Zellinhalte eintreten.

Die Körnchenbewegu[illegible] wandständigen Protoplasmafäden, die zw[illegible] der[illegible] der Bänder von Rand zu Rand verlaufen, [illegible] Pro[illegible]smastränge, die vom Centralplasma ausgehen, [illegible]h[illegible] ziehen hiedurch oft die mittleren Windungen der [illegible] das Lumen der Zelle hinein (Taf. XI. Fig. 2).

Zugleich zieht sich [illegible]er Substanz in das mittlere Centralplasma, in welchem der Cytoblast liegt, zurück, und dieses schwillt hierdurch zu einer grossen Blase an (Taf. XI. Fig. 1h, i, k, 3), welche jetzt eine deutliche Membran von beträchtlicher Dicke an ihrem Umfange zeigt, die sogar meist 2 Conturen erkennen lässt. Dann aber reissen die Protoplasmastränge auch irgendwo durch, und man findet ihre gleichsam erstarrten Reste noch mit ihrem Ausgangspunkte, dem Centralplasma, in bleibender Verbindung, und von ihren Endpunkten, den Amylumheerden, herabhängen.

Während diese Veränderungen in den Protoplasmasträngen vorgehen, treten in ihnen ganz bestimmt begrenzte, kleine, bläschenartige Bildungen (Taf. XI. Fig. 9) auf, die unzweifelhaft morphologisch definirte Organe sind und von denen in der normalen, noch nicht insolirten Zelle hier und da, namentlich in den Gabelungsstellen der Protoplasmastränge, oft Spuren bemerkbar werden. Auch diese Bläschen ziehen sich mit der Substanz der Protoplasmastränge nach dem Centralplasma hin und bleiben hier an der Peripherie der aus diesem entstandenen Blase zurück (h i k Fig. 1 Taf. XI.), wo man sie später oft in grösserer Anzahl (Taf. XI. Fig. 10) anhaften findet. Diese merkwürdigen Bildungen, die ich „Plasmaknoten“ nennen will, treten übrigens in derselben Weise auch bei anderen Todesarten der Spirogyra-Zellen auf.

Durch die Contraction und das Zerreissen der Plasmastränge wird der Cytoblast aus seiner mittleren Lage verrückt, und man findet ihn später deplacirt, mehr oder weniger weit von seinem ursprünglichen Orte entfernt, irgendwo in der Zelle liegen, immer umgeben von dem zur Blase umgestalteten Centralprotoplasma (Taf. XI. Fig. 1, 3). Er selbst und sein Kernkörperchen behalten zwar mehr oder weniger ihre Form bei, aber in manchen Fällen, wenigstens bei einigen kleineren einspirigen Spirogyren, scheint auch ein Theil ihrer Masse verloren zu gehen, und in anderen Fällen gewinnt wieder die früher scheinbar homogene Substanz desselben ein körniges Aussehen, oder nimmt eine röthliche Farbe an (Taf. XI. Fig. 6, 7). — Auch der Turgor der insolirten Zellen ändert sich sichtlich und ebenso finden Veränderungen in der Substanz der Hautschicht statt, die häufig schon an ihrer Farbe erkennbar werden.

Viele dieser Veränderungen im Protoplasma sind offenbar bereits Todeserscheinungen der Zelle. Allein im vorliegenden Falle lässt sich nachweisen, dass sie die Folgen einer photochemischen, und zwar einer bestimmten photochemischen Wirkung des Lichtes sind. Auch bei anderen Todesursachen, beim Wärmetod und bei dem durch mechanische Ursachen bewirkten Tode der Zelle treten ähnliche, aber durchaus nicht immer in ihrem ganzen Verlaufe identische Erscheinungen auf. Einige der eintretenden Veränderungen sind specifische Erscheinungen des Lichttodes und diese combiniren sich mit den allgemeinen Veränderungen, welche nach dem Tode der Zelle, gleichviel aus welcher Ursache dieser erfolgt war, im Protoplasma sich zeigen.

Aehnliche Veränderungen, wie bei den Spirogyren, treten unter Berücksichtigung der abweichenden Organisationsverhältnisse, auch bei den anderen Algen mit sogenannten formlosen Chlorophyllmassen auf, z. B. bei Mesocarpus (Taf. XV. Fig. 10, 11), Oedogonien, Draparnaldien, Vaucherien u. s. w. Immer sieht man unter dem Einfluss des intensiven Lichtes neben der Zerstörung des Chloropyllfarbstoffes auch früher oder später im Protoplasma der Zellen, in ihrem Turgor, ihrer Hautschicht u. s. w. Veränderungen eintreten, die je nach der Dauer der Einwirkung bis zum gänzlichen Aufheben des Lebens der insolirten Zelle gesteigert werden können. Aber auch die Pflanzenzellen mit wahren Chlorophyllkörpern, Characeen, Moose,

Farn, Phanerogamen, zeigen dieselben Einwirkungen des Lichtes und hier bieten zunächst wieder die Characeen wegen der leichten Herstellung völlig unbeschädigter Präparate, dann aber auch wegen der ausgezeichneten Structurverhältnisse ihrer Zellen äusserst günstige Versuchsobjecte dar; besonders aber auch deshalb, weil die bedeutende Länge ihrer Zellen, oder Schläuche, es mit Bequemlichkeit gestattet, die Einwirkung des Lichtes auf einen zur Grösse der Zelle nur unbedeutenden Theil derselben zu beschränken.

Stellt man das kleine Sonnenbild von ungefähr ein Drittel Millimeter Durchmesser auf einen beliebigen Theil eines mehrere Millimeter langen, nicht zu dicken Nitella-Schlauches ein, so entfärbt sich die getroffene Stelle, wie bei den Spirogyren in wenigen, je nach der Dicke der Schläuche in 3 bis 8 Minuten, mehr oder weniger vollständig (Taf. XI. Fig. 11, 12; Taf. XII. Fig. 2a, b; Fig. 4).

Ganz unabhängig von der Entfärbung, soweit eben der Schutz des Chlorophyllfarbstoffs nicht in Betracht kommt, treten auch hier die Störungen im Zellinhalte auf. Sie können auch hier bis zum Tode der ganzen, nur an einer kleinen Stelle vom Licht getroffenen Zelle gesteigert werden. Man hat es bei richtiger Auswahl der Versuchszellen ganz in der Hand, ob der Tod der Zelle durch das Licht der vollständigen Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes an dieser beschränkten Stelle vorausgehen, oder erst der Zerstörung des Farbstoffes nachfolgen, oder endlich, ob die Zerstörung des Farbstoffes ohne jede weiteren schädlichen Folgen für das Leben der Zelle bleiben soll.

Es hängt dies nämlich ganz und gar von der specifischen Energie der Pflanze und von der Grösse und Dicke der Versuchszellen ab. Bei so dicken Zellen, wie sie die erwachsenen Blattzellen, oder gar die Internodial-Schläuche der Nitellen darstellen, deren Wandungen überdies mit einer so dichten und in ihrer Lage unveränderlichen Schicht von Chlorophyllkörpern bedeckt sind, kommen bei diesen Versuchen die Dimensionen der Zellen und der Schutz, den die Chlorophyllmassen in ihrer unveränderten Lage sich gegenseitig bieten, schon wesentlich in Betracht. Die Zelle liegt, je nach ihrer Einstellung entweder nur mit ihrer Unterfläche, oder mit einem ideal gedachten mittleren Querschnitt, oder mit ihrer Oberfläche genau in der Ebene des Sonnenbildes; die anderen Theile, theils oberhalb, theils unter-

halb der Ebene des Sonnenbildes gelegen, erfahren sehr verschiedene Grade der Einwirkung. Die an der unteren Wand befindliche Chlorophyllschicht schützt ausserdem bei der Lage des Objectes gegen das einfallende Licht, so lange ihr eigener Farbstoff nicht zerstört ist, die an der oberen Wand befindliche Schicht in hohem Grade vor der Entfärbung. Aus diesem Grunde erscheint auch an der oberen Wand der mittlere Theil der insolirten Stelle früher entfärbt, als die seitlichen Ränder (Taf. XI. Fig. 12; Taf. XII. Fig. 5), weil hier eine grosse Reihe von Chlorophyllkörpern übereinander liegen.

Diese Umstände machen sich natürlich auch bei den Spirogyren geltend, allein hier selbst bei den dickeren Spirogyren nur in geringerem Grade, schon wegen des geringeren Durchmessers der Zellen, aber auch deshalb, weil die unteren Windungen der Spiralbänder nur einen sehr unvollständigen Schutz für die oberen Windungen bilden. Doch findet man auch dort die oberen Windungen an den Kreuzungsstellen mit den unteren und namentlich am Rand der Zellwand, und an den Umbiegungsstellen in die unteren Windungen später entfärbt, als an ihren frei und ungeschützt der Einwirkung des Lichtes ausgesetzten Theilen.

Eine einfache und ungeschützte Lage von Chlorophyllkörnern, oder ein ungeschütztes Chlorophyllband — z. B. die Chlorophyllplatte von Mesocarpus senkrecht gegen ihre Fläche der Bestrahlung ausgesetzt — wird in sehr kurzer Zeit vom intensiven Lichte völlig entfärbt. In meinem Apparate oft in $1^1/_2$ bis 2 Minuten. Die an der oberen Wand eines Nitella-Schlauches befindlichen Chlorophyllkörper bedürfen unter gleichen Insolationsverhältnissen schon 5 bis 8 Minuten zu ihrer vollständigen Entfärbung.

Die Störungen, welche das Protoplasma und sein Inhalt, bei den Nitellen durch intensives Licht erleiden, hängen aber wieder nicht nur von dem Schutze ab, welchen ihnen bei der Lage des Versuchsobjectes der Farbstoff der unteren Chlorophyllschicht bietet, sondern ausserdem noch von der specifischen Energie der Species und ferner auch noch von der L ä n g e der Versuchszelle. Denn da das Protoplasma des Nitella-Schlauches während des Versuches in beständiger, in ihrer Geschwindigkeit eine Zeit lang gesteigerten Strömung sich befindet, so steht das Protoplasma der Zelle in seiner Gesammtheit nur eine verhältnissmässig kurze Zeit unter der unmittelbaren Einwirkung der

Insolation, offenbar nur in dem Verhältnisse der Grösse der insolirten Stelle zur Grösse des ganzen Schlauches. Ausserdem findet hier nebenbei bemerkt, eine unterbrochene Lichtwirkung auf das Protoplasma statt, indem jeder einzelne getroffene Theil während der ganzen Dauer seiner Bewegung durch den nicht beleuchteten Theil des Schlauches vor der Lichtwirkung geschützt bleibt und immer nur beim Eintritt in die insolirte Stelle wieder von Neuem vom Lichte getroffen wird.

Die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes an der belichteten Stelle hängt daher bei Nitella-Schläuchen wesentlich nur von ihrer Dicke ab, während die Zerstörungen im Protoplasma dagegen auch von ihrer Länge abhängen.

Hiernach können die unmittelbar beobachteten Erscheinungen bei der localen Zerstörung einer Nitella-Zelle sehr verschieden sein.

Die völlige Entfärbung der insolirten Stelle kann eintreten und die Zelle kann dabei keine Spur einer Störung in ihrem Inhalte zeigen. Es bleiben dann die Chlorophyllkörner des ganzen, grossen nicht beleuchteten Stückes der Zelle in ihrer Form, ihrer Farbe und in ihrer regelmässigen Reihen-Anordnung vollkommen unverändert; auch der Indifferenzstreifen bleibt vollkommen erhalten und es findet nirgends eine Ablösung der Hautschicht von der Zellwand statt. Auch die Circulation des Plasma und dessen Inhaltskörper zeigen keine erkennbare Störung (Taf. XI. Fig. 11, 12). Dieser Fall tritt bei den längeren und kräftigeren Schläuchen ein, es kann hierbei aber auch zu einer momentanen und vorübergehenden Sistirung der Bewegung kommen.

Oder der Tod der ganzen Zelle als unmittelbare Lichtwirkung tritt schon ein, noch lange bevor die Entfärbung an der insolirten Stelle vollendet ist. Dieser Fall kann sogar eintreten, während die Chlorophyllkörper an der belichteten Stelle kaum Spuren von Entfärbung zeigen. Die erste auffallende Erscheinung im Zellinhalte ist dann die Sistirung der Bewegung. Mit ihr häufig verbunden sind unregelmässige Plasmaansammlungen an der belichteten Stelle, die ein hier vorhandenes Hinderniss für die Fortbewegung andeuten. Darauf folgen dann weitergehende Zerstörungen im Inhalte. Die Chlorophyllkörper längs der ganzen Länge der nicht beleuchteten Theile des Schlauches gerathen in Unordnung und zeigen die bekannten Quellungserscheinungen, die sonst nur bei ihrem Austritte aus den

Schläuchen wahrgenommen werden. Sie verlieren ihre polyedrischen oder ovalen Formen, wandeln sich durch Wasseraufnahme zu wahren, mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen um, und ihre vorher kaum erkennbaren Einschlüsse treten scharf und wohl umschrieben hervor (Taf. XII. Fig. 3). Die Chlorophyllkörper der belichteten Stelle zeigen diese Veränderungen nicht. Endlich löst sich in den so veränderten Zellen die Hautschicht nach und nach von der Zellwand ab, und die Zelle zeigt auch hier, wie bei den Spirogyren, alle Zeichen des durch Licht bewirkten Todes.

Es ist nun eine bemerkenswerthe Thatsache, dass in den Fällen, in welchen der Tod des Nitella-Schlauches durch Lichtwirkung eintritt, gewisse allgemeine und constante Todeserscheinungen des Zellinhalts gerade an der vom Lichte getroffenen Stelle ausbleiben. So quellen, wie ich soeben hervorhob, die entfärbten Chlorophyllkörper der vom Licht getroffenen Stelle nicht auf, während es doch sämmtliche Chlorophyllkörper in dem nicht insolirten Theile des Schlauches thuen. Ebenso fällt gewöhnlich der Plasmaschlauch an der insolirten Stelle nicht, oder nur wenig zusammen, während er sich an den übrigen Stellen des Schlauches in der gewöhnlichen Weise von der Wand ablöst (Taf. XII. Fig. 3).

Unter den mannigfaltigen Erscheinungen, die bei der Insolation der Nitella-Schläuche an einer localen Stelle beobachtet werden können, und die ich nicht weiter im Einzelnen schildern will, mögen hier noch 2 Fälle eine besondere Erwähnung finden.

Wird nämlich der Versuch unterbrochen, bevor in der betreffenden Zelle der Tod durch Lichtwirkung eingetreten ist, und bevor noch die Chlorophyllkörper der insolirten Stelle die vollständige Lichtwirkung schon erfahren haben und völlig entfärbt sind, dann tritt die eigenthümliche Erscheinung ein, dass die halb oder nahezu ganz entfärbten Chlorophyllkörper sich von der Hautschicht ablösen und in die Stromebene herabfallen. Sie circuliren dann ununterbrochen, und in ihrer Form unverändert, in der regelmässigen Bahn der Strömung, und bilden hier oft grössere zusammenhängende aus zahlreicheren Chlorophyllkörpern bestehende Haufen, die ungestört, ganz so, wie die anderen grossen, geformten Inhaltskörper des Schlauches, und auch ohne wesentliche Störung des Stromes, die gesammte Kreisbahn in dem Nitella-Schlauche zurücklegen.

Die vom Licht getroffene Stelle wird dann durch die allmälige A[illegible]ng der Chlorophyllkörper bloss gelegt und erscheint endlich [illegible] Taf. XII. Fig. 5). In diesem Zustande habe ich Nitella- [illegible]uche mit einer grossen, durch die Lichtwirkung von Chloro- [illegible]n entblössten Stelle der Wand in Präparaten, auf Objectträger und unter Deckglas, nur vor Vertrocknung geschützt, Wochen und Monate lang lebend erhalten. Sie blieben unverändert; ihre Circulation blieb bestehen, normal und lebhaft; ebenso der geformte Inhalt im Strome, und die nicht vom Lichte getroffenen Partien des Schlauches behielten ihre [illegible]örper in ganz normaler Beschaffenheit in [illegible]m, Farbe und An[illegible]nung. Die in den Strom gefallenen Chlor[illegible] [illegible]en Stelle, die anfangs nur theilweise entfärbt sind, [illegible] [illegible]h und nach, aber erst nach langer Zeit, ihre Farbe [illegible]n lten aber ihre Form bei, und scheinen auch in ihrer Substa[illegible] [illegible]itere Veränderung zu erleiden.

In anderen Fällen wieder, wenn die Lichtwirkung einen höheren Grad erreicht und die belichtete Stelle sich entfärbt, ohne aber, dass die Circulation aufhört, entstehen hin und wieder, statt des ursprünglichen einen, zwei Kreisströme im Schlauche, die, jeder in sich geschlossen, durch die entfärbte Stelle des Schlauches, die auch hier ein Hinderniss der Bewegung bildet, von einander getrennt werden; so dass der eine Strom von der Basis des Schlauches bis zur entfärbten Stelle, der andere von hier bis zur Spitze des Schlauches reicht, jeder aber vor der entfärbten Stelle umkehrend für sich allein einen geschlossenen Kreisstrom bildet.

Auch in den Zellen der höheren Gewächse ruft die Wirkung des intensiven Lichtes die gleichen Veränderungen hervor. Da die äusseren Erscheinungen kaum von den eben beschriebenen abweichen, so gebe ich hier als Beispiele nur noch die Abbildung einer im Lichte getödteten und einer benachbarten, vom Lichte nicht getroffenen Zelle eines Blattes von Mnium affine (Taf. XI. Fig. 4 u. 5), und ferner die einer insolirten Partie aus dem Blattgewebe von Vallisneria spiralis (Taf. XIV. Fig. 10). Hier lag der Theil b—b im Sonnenbilde, der übrige Theil des Gewebes aber ausserhalb desselben. Die Entfärbung der Chlorophyllkörper, die Sistirung der Bewegung des Protoplasma, während die Bewegung in der ausserhalb des Sonnenbildes befindlichen Partie erhalten bleibt; dann die

Zerstörungserscheinungen im Protoplasma und der Lichttod der belichteten Zellen erfolgen hier in der gleichen Weise wie bei Spirogyra und Nitella, selbstverständlich insoweit nicht die verschiedene Organisation der Zellen eine Abweichung bedingt. In der Figur fehlen die Andeutungen einiger dieser Unterschiede im nicht belichteten Theile, c d, weil die Figur das Präparat wiedergiebt, nachdem es mehrere Tage in Salzsäure gelegen hatte.

Aber die Lichtwirkung ist nicht etwa auf die grünen Organe beschränkt. Auch nicht grüne Pflanzenzellen werden vom Lichte afficirt, und man kann auch in ihnen die Lichtwirkung bis zum Lichttod steigern oder nach Willkür nur bis zur Lichtstarre führen. Als Beispiel einer Lichtwirkung auf nicht grüne Zellen erwähne ich hier noch die Erscheinungen, welche in den mit blauem Zellsaft erfüllten Zellen der Filamenthaare von Tradescantia virginica, im Sonnenbilde eintreten (Taf. XV. Fig. 2, 3, 4).

Die Lichtstarre, d. h. die vorübergehende Sistirung der Bewegung in den Plasmasträngen, die hier gleichfalls vom Cytoblasten ausgehen, erfolgt oder kann doch schon vor Zerstörung der blauen Farbe des Zellsaftes erfolgen (siehe Versuch 46). Die contractile Substanz der Stränge verliert dann noch nicht ihren normalen Charakter und nach kürzerer oder längerer Zeit kann die Bewegung in ihnen mit ungeschwächter Stärke wiederkehren, und die Zelle hat keinen empfindlichen Schaden in ihrer Beschaffenheit erlitten.

Auch der Lichttod der Zelle erfolgt hier schon vor gänzlicher Zerstörung der blauen Farbe (Taf. XV. Fig. 2, 3, 4). Schon wenn die Zellen in Folge der intensiven Beleuchtung einen violetten Farbenton annehmen, ist auch das Plasma in ihnen schon getödtet. Hierbei erscheint die Substanz der Protoplasmastränge wie erstarrt und die Bewegung in ihnen erlischt, ohne wiederzukehren. Im weiteren Verlaufe des Vorganges werden die Stränge grobkörnig, verschwinden zum Theil, oder reissen unregelmässig durch (e. f. g. Fig. 4 Taf. XV.) und erscheinen dann als starre, ins Lumen der Zelle frei herabhängende grobkörnige Fäden, oder die Hautschicht zieht sich, wie sonst vielfach beim Tode der Zellen, mit dem ganzen Plasma von der Wand ab und fällt unregelmässig zusammen (Taf. XV. Fig. 2, 3). Hin und wieder hebt sich an den belichteten Stellen auch die Cuticula von den insolirten Zellen ab.

B. Die Bedingungen der Lichtwirkung in der Pflanzenzelle.

Nach dieser vorläufigen Orientirung über den äusseren Eindruck der Erscheinung sind die Bedingungen festzustellen, welche nothwendig sind, wenn überhaupt eine Wirkung des intensiven Lichtes in der beschriebenen Weise in der Pflanzenzelle zu Stande kommen soll.

Die hohe Intensität des Lichtes genügt keineswegs schon für sich allein zur Hervorrufung derselben. Sondern sie hängt noch von der Farbe des wirksamen Lichtes und von der chemischen Affinität des Sauerstoffs zum Zellinhalte ab.

Alle vorher als photochemische Lichtwirkungen beschriebenen Erscheinungen erfolgen im weissen Sonnenbilde rasch und energisch. In farbigen Sonnenbildern dagegen treten nicht nur relative Verzögerungen ein, sondern in bestimmten rothen Sonnenbildern bleibt die Wirkung unter den gleichen Umständen aus, unter denen sie in wenigen Minuten in dunkelgrünen und blauen Sonnenbildern eintritt.

Genauere und specielle Angaben über dies relative Verhalten in verschiedenfarbigem intensivem Lichte und über die Zeit, binnen welcher die Lichtwirkung bei sonst gleichen Umständen in den verschiedenen Farben eintritt und ausbleibt, bringen die Notizen zu meinen Versuchen, die ich in den Beilagen am Schlusse dieses Aufsatzes zusammengestellt habe.

Die erste Reihe derselben — Versuch 1—19 — bezieht sich auf die Versuche in farbigen Sonnenbildern, die in der dort näher bezeichneten Weise hergestellt wurden und die Spectra dieser Sonnenbilder, für jeden Versuch controlirt, sind auf der Spectraltafel Fig. 1 Taf. XXVI., auf welche in den Notizen Bezug genommen wird, besonders verzeichnet.

Versuche im weissen Lichte sind dort nicht aufgeführt, weil es sich von selbst versteht, dass alle Wirkungen, welche in einfarbigem, blauem, grünem, gelbem und rothem Lichte erreicht werden, auch im weissen Lichte erreicht werden können. Sie treten hier nur mit grösserer Energie und schneller ein, können aber unter Umständen noch mit verschiedenen Wärmewirkungen combinirt sein. So wird die Entfärbung und der Tod der Zellen, die im grünen und blauen Lichte zu ihrer Vollendung etwa 5 Minuten bedürfen, im weissen Lichte in denselben Zellen schon in 2—3 Minuten erreicht.

Schon die wenigen Versuche mit einfarbigen Sonnenbildern, die

in den angezogenen Versuchsnotizen mitgetheilt sind, werden genügen, um den immensen Unterschied in der Grösse der Wirkung zwischen dem dunkelrothen Sonnenbilde der Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff und den blauen, grünen und gelben Sonnenbildern der Lösungen des schwefelsauren Kupferoxyd-Ammoniaks, Kupferchlorids nnd Kalibichromats nachzuweisen.

Ich habe dort zum Vergleich aufeinanderfolgende Versuche ausgewählt, bei denen die Intensität der Bestrahlung und die specifische Energie des Versuchsobjectes in den Parallel-Versuchen als gleich anzunehmen waren. Alle die zahllosen Versuche, die ich seit etwa 5 Jahren in dieser Richtung angestellt habe, bestätigen durchweg die dort angegebenen Resultate. Sie weisen übereinstimmend nach, dass es in jedem beliebigen gelben, grünen und blauen Lichte leicht ist, in wenigen Minuten die Zellen zahlreicher Algen, Characeen, Moose, Farn und Phanerogamen zu entfärben und zu tödten, sofern diese Farben nur nicht zu dunkel gewählt sind; dass dies aber selbst in der doppelten bis vierfachen Zeit an denselben Zellen, und bei gleicher Intensität der Spiegelbeleuchtung in dem oben näher bezeichneten, rothen Sonnenbilde nicht gelingt. Das rothe Sonnenbild ist demnach trotz seiner noch enormen Helligkeit photochemisch auf die Pflanzenzelle unwirksam, oder doch nur in äusserst geringem Grade wirksam, und diese bestimmte Abhängigkeit der Wirkung von der Farbe zerstreut zugleich die Bedenken, die vielleicht gegen die von mir angewandte Versuchsmethode und die daraus gezogenen Schlüsse erhoben werden könnten.

Ich habe bereits an mehreren Stellen vorübergehend die Frage berührt, ob die in meinen Versuchen in der Pflanzenzelle hervorgerufenen Zerstörungen, die ich als photochemische Lichtwirkungen anspreche, nicht vielmehr blosse Wärmewirkungen sind, wie sie nothwendig im Brennpunkt einer so starken Linse eintreten müssen. Die Deutung der Versuche für die Abhängigkeit der Vegetation vom Lichte würde zweifellos eine andere werden, wenn die beobachteten Wirkungen als reine Wärmewirkungen der Bestrahlung anzusehen wären.

Dass dies jedoch nicht der Fall ist, darüber klärt den aufmerksamen Beobachter schon der genauere Vergleich der anatomischen Veränderungen auf, die beim Wärmetode der Zellen und derjenigen,

die beim Tode der Zelle durch Bestrahlung eintreten. Von der Zerstöru[illegible] Chlorophyllfarbstoffes im Besondern wird dies überhaupt [illegible] annehmen, der die Zerstörungen kennt, welche schädl[illegible] [illegible]negrade in grünen Pflanzenzellen hervorrufen. Allein von den [illegible]ä[illegible]rungen im Protoplasma, von der vorübergehenden Sistirung der Bewegung durch Licht, die man als Lichtstarre bezeichnen kann, und von dem Lichttode der Zelle ist dies an sich nicht so selbstverständlich, denn Wärmestarre und Wärmetod erzeugen ähnliche, wenn auch nicht identische Veränderungen im Zellinhalte. Dies bedarf [illegible] Auseinandersetzung.

Dass die [illegible] nicht etwa durch die hohe Temperatur [illegible]hem das Object liegt, bewirkt werden, [illegible] der [illegible] das äussere Verhalten des Tropfens im farbigen [illegible]Art, wie er nur langsam verdampft u. s. w. [illegible], d[illegible]peratur in demselben keine hohe sein kann. [illegible]selbe [illegible] auch die pflanzlichen und thierischen Organismen, die sich neben dem eigentlichen Versuchsobjecte noch in ihm befinden. Sogar diejenigen Zellen der Versuchsobjecte, die unmittelbar an die insolirten angrenzen, bleiben von der Wirkung gewöhnlich verschont, sofern sie nicht noch theilweise vom Lichte getroffen werden. Ebenso sieht man die im Versuchstropfen gleichzeitig vorhandenen Thiere — Flagellaten, Räderthiere u. s. w. — sich ruhig im Tropfen, neben und in dem intensiven Sonnenbilde herumbewegen, oft ohne jede störende Empfindung zu verrathen. Denn auch an de Stelle im Wassertropfen selbst, wo das Sonnenbild entsteht, erreicht die Temperatur im grünen und blauen Sonnenbilde keinen schädlichen Grad.

Alles dies ist leicht zu constatiren. Allein offenbar findet auch im Inneren der Zelle dort, wo die zerstörende Lichtwirkung eintritt, nicht eine reine Wärmewirkung statt, d. h. eine solche, die auch durch unsichtbare Wärmestrahlen erreicht werden könnte. Hierüber lässt das Verhalten der Objecte in farbigen Sonnenbildern keinen Zweifel, wenn man die Intensitäten der Licht- und Wärmewirkung in ihnen vergleicht.

In Uebereinstimmung mit bekannten Erfahrungen über Wärmeverbreitung im Spectrum und über Diathermansie von elementaren Gasen und Flüssigkeiten, die hier keine weitere Auseinandersetzung

bedürfen, haben die directen Temperaturbestimmungen, die ich S. 324 und 325 mitgetheilt habe, das Resultat ergeben, dass in meinen Versuchen mit intensiven Sonnenbildern z. B. diejenigen, welche hinter einer Lösung von Jod in Schwefelkohlenstoff — mit dem Absorptionsspectrum γ oder δ Fig. 1 Taf. XXVI. — entstehen, ungemein mehr Wärme entwickeln, als diejenigen, welche unter gleichen Umständen hinter den von mir benutzten Lösungen von Chlorkupfer und schwefelsaurem Kupferoxyd - Ammoniak — mit den Absorptionsspectris ζ, η, ϑ, ι, $\varkappa$ Fig. 1 Taf. XXVI. sich bilden.

Jene rothen Sonnenbilder erhöhen die Temperatur im Versuchstropfen schon binnen 5 Minuten auf mehr als 45° C., vermögen aber selbst in 15 bis 20 Minuten nicht die Entfärbung und den Tod der Zellen zu bewirken, die sie in diesem Wassertropfen direct bestrahlen. — Dagegen entfärben und tödten die grünen und blauen Sonnenbilder der Parallelversuche dieselben Zellen schon binnen 5 Minuten, während sie selbst bei einer 15 bis 20 Minuten und länger ununterbrochen andauernden Einwirkung die Temperatur im Versuchstropfen kaum auf 35 bis 36° C. zu steigern vermögen, eine Temperatur, die an und für sich auch für die empfindlichsten Zellen absolut unschädlich ist.

Es bedarf kaum der Erwähnung, dass die gemachten Angaben über die relative Dauer, bis zu welcher die Wirkungen in den verschiedenen Farben eintreten, hier, wie überhaupt in meinen Versuchsangaben, nur für die Lichtintensitäten Giltigkeit haben, bei welchen meine Versuche angestellt sind.

Nun sind zwar die Temperaturbestimmungen im Versuchstropfen, auch die an der unmittelbar vom Sonnenbilde getroffenen Stelle, nicht absolut massgebend für die Höhe der Temperatur, welche im Inneren der Zelle erreicht wird, und es wäre daher vielleicht nicht gerade der Schluss erlaubt, dass die im grünen und blauen Sonnenbilde in der Zelle beobachteten Zerstörungen schon bei einer Temperatur von höchstens 35° C. eintreten, allein der Umstand, dass die warmen rothen Sonnenbilder keine Wirkung ausüben, während die kalten grünen und blauen Sonnenbilder wirksam sind, lässt erkennen, dass bei diesen Vorgängen in der Zelle die Intensität der Lichtwirkung nicht proportional ihrer Wärmewirkung ist.

Die Zerstörungen im Protoplasma, die zum Tode der Zelle führen,

hängen daher nicht allein von der durch Wärme messbaren Intensität des Lichtes ab, gehören vielmehr in die Reihe der chemischen Wirkungen des Lichtes, bei welchen die Farbe von Bedeutung wird.

Inwieweit und ob hierbei etwa nur eine Wirkung des Lichts auf den Chlorophyllfarbstoff in Frage kommt, werde ich noch später zu erörtern haben, bemerke jedoch gleich hier, dass gerade das unwirksame rothe Licht, welches in den betreffenden Versuchen angewandt wurde, bekanntlich vom Chlorophyllfarbstoff stark absorbirt wird — man vergleiche das Spectrum β mit den Spectren γ und δ Fig. 1 Taf. XXVI. — und namentlich ungemein stärker, als das wirksame grüne.

Die Beziehungen der Lichtwirkung zu den chemischen Vorgängen in der Pflanzenzelle, die sich durch den Einfluss, den die Farbe zeigt, offenbaren, treten mit voller Schärfe hervor, wenn die Versuche im intensiven Lichte, in bestimmten Gasen und Gasgemengen ausgeführt werden. Ich habe in der zweiten Versuchsreihe der angeschlossenen Versuchsbeilagen einige dieser Versuche zusammengestellt und ihre Resultate mit den Resultaten verglichen, die man erhält, wenn die Versuche in atmosphärischer Luft angestellt werden. Hier interessiren uns zunächst die Versuche in Gasen und Gasgemengen, die frei von Sauerstoff sind.

Man findet dort, dass grüne Pflanzenzellen, z. B. Spirogyra- oder Nitella-Zellen, wenn durch die Gaskammer, in welcher sie im Sonnenbilde liegen, sauerstofffreier Wasserstoff, oder ein Gemenge von Wasserstoff und Kohlensäure geleitet wird, 20 Minuten lang dem intensiven Lichte jeder Farbe, selbst dem weissen und rothen, ausgesetzt werden können, ohne ihre Farbe und normale Beschaffenheit einzubüssen. Sie verhalten sich absolut so, als ob nichts geschehen wäre. Ich habe so behandelte Zellen in zahlreichen Fällen noch wochenlang nach dem Versuche beobachtet und habe, wenn die Bedingungen des Versuches eingehalten, und andere störende Einflüsse ausgeschlossen waren, keinen Unterschied zwischen ihnen und nicht insolirten auffinden können. Meine Versuche in dieser Richtung sind so zahlreich und so übereinstimmend ausgefallen, dass ich ganz allgemein den Satz hinstellen darf, dass dieselben grünen und nicht grünen Zellen, die bei Gegenwart von Sauerstoff schon in 3 bis 5 Minuten im verhältnissmässig kalten intensiven, grünen und blauen

Sonnenbildern unrettbar getödtet werden, bei Ausschluss von Sauerstoff in intensiven Sonnenbildern jeder Farbe immun bleiben, wenn die Expositionsdauer nicht so lange ausgedehnt wird, dass schliesslich im Wassertropfen und Versuchsobject nachhaltig schädliche Wärmewirkungen erfolgen können.

Betrachten wir dies Resultat mit Bezug auf die Wärmeerregung im Inneren der Zelle, so ist offenbar die Höhe der Temperatur, die hierbei im Inhalte der Zelle, in jedem einzelnen Chlorophyllkorn und jedem Plasma-Theilchen erreicht wird, wie gross diese auch immer sein mag, nicht die wesentliche Ursache der Erscheinung. Denn bei der Diathermansie der elementaren Gase darf man unbedingt behaupten, dass die Ersetzung der Luft in der Gaskammer durch Wasserstoff von keiner die Erwärmung des Versuchsobjects herabsetzenden Wirkung begleitet ist. Licht- und Wärme-Absorption der Chlorophyllkörper und der übrigen protoplasmatischen Bestandtheile der Zelle bleiben unverändert und Wärmewirkung und Wärmeleitung im Versuche wesentlich gleich, mag nun atmosphärische Luft oder Wasserstoff die Gaskammer durchstreichen.

Wenn daher die Zerstörung im Zellinhalte nur in sauerstoffhaltigen Medien eintritt, in sauerstofffreien Medien aber trotz gleich grosser, immenser Wärmewirkung des Sonnenbildes ausbleibt, so ist an sich klar, dass hier nicht jene molecularen Veränderungen im Protoplasma vorliegen, durch welche die dunkle Wärme schon bei niederen Temperaturgraden die Zelle tödtet. Sondern es tritt uns in diesen Versuchen die für die richtige Auffassung der gesammten Vegetationserscheinungen im Lichte bedeutsame Thatsache entgegen, dass das Licht die Beziehungen der Pflanze zum Sauerstoff der Atmosphäre beeinflusst, und die Versuche zeigen zugleich, dass es die leuchtenden Strahlen sind, durch welche die chemische Affinität des Inhaltes zum Sauerstoff gesteigert wird.

Auch die Grösse dieser Wirkung zeigt sich ferner, wie bei anderen chemischen Wirkungen des Lichtes, von der Farbe der leuchtenden Strahlen abhängig, und nimmt unverkennbar mit der Brechbarkeit derselben von dem rothen nach dem blauen Ende des Spectrums zu.

Ich habe oben bereits angeführt, dass die photochemische Zerstörung der Zellen im rothen Lichte nicht gelingt. Dies gilt jedoch

nur von der Farbe der dort bezeichneten Spectralbreite, d. h. von einem rothen Lichte, welches nur das äusserste Roth höchstens bis etwa zur Wellenlänge 0,00061 mm enthält (Roth II. der Spectraltafel auf Taf. XXVI.). Doch auch in diesem Roth werden schon nach langer Einwirkung, oder bei sehr empfindlichen Zellen geringe Wirkungen bemerkbar, von denen es jedoch nicht ganz sicher ist, ob sie noch als rein chemische, oder schon als thermische Wirkungen der Bestrahlung zu betrachten sind.

So werden z. B. die sehr empfindlichen Zellen von Mesocarpus scalaris im rothen, durch Lösungen von Jod in Schwefelkohlenstoff erzeugten Sonnenbildern, welche das Spectrum δ Taf. XXVI. besitzen, schon in 2 bis 3 Minuten getödtet, wobei aber der Chlorophyllfarbstoff der Zelle erhalten bleibt und nicht im Geringsten leidet (Taf. XV. Fig. 11). Nun enthält das Spectrum dieses rothen Sonnenbildes, wie dies auch bei dunklen Jodlösungen noch der Fall ist und wie es das Spectrum δ zeigt, noch schwache Spuren von Violett.

Da nun in diesem Sonnenbilde die Temperatur im Wassertropfen an der Stelle, wo das Sonnenbild liegt, schon in wenigen Minuten auf 45° C. steigen kann — man vergleiche Seite 324 u. 325 — so läge es nahe, anzunehmen, dass die Mesocarpus-Zellen hier durch die Wärme getödtet werden, wenn die rothen Sonnenbilder nicht in anderen Fällen — z. B. auf Spirogyren — selbst bei einer Expositionsdauer von 10 bis 20 Minuten völlig wirkungslos wären. Es ist jedoch anderseits auch denkbar, dass der Tod in diesen empfindlichen Mesocarpus-Zellen durch die photochemische Wirkung auf das Protoplasma schon erfolgt, bevor noch der Chlorophyllfarbstoff in ihnen angegriffen und zerstört wird und ich werde deshalb auch später, wo von der relativen Empfindlichkeit der Zellenbestandtheile und des Farbstoffes gegen Licht die Rede sein wird, auf das Verhaten der Mesocarpus-Zellen im rothen Lichte noch zurückkommen müssen. Die Erwähnung hier sollte nur auf einen jener Fälle aufmerksam machen, bei welchen man in der Beurtheilung der Ursache der Zerstörung im rothen Lichte auf Schwierigkeiten stösst.

Hieraus folgt nun, dass ich keineswegs die absolute Wirkungslosigkeit des rothen Lichtes in photochemischer Beziehung behaupten will, vielmehr will ich als vollkommen sicher nur aussagen, dass die Grösse der oxydirenden Wirkung des Lichtes auf die

Pflanzenzelle, von welcher hier allein die Rede ist, gegen das rothe Ende des Spectrums in augenfälliger Weise herabsinkt.

Auch die Zunahme derselben nach dem blauen Ende hin lässt sich aus meinen Versuchen nicht schon in bestimmten Zahlen quantitativ ausdrücken und demgemäss kann ich auch die Abhängigkeitscurve der Athmungsgrösse der Zelle von der Lichtfarbe nicht schon nach ihrem exacten Verlaufe genau verzeichnen.

Die wechselnden Intensitäten der Beleuchtung, die bei der Concentration des Lichtes in meinen Versuchen in verstärktem Masse fühlbar werden; die grossen Intensitätsdifferenzen, die schon geringe Verstellungen des Objectes gegen die Ebene des Sonnenbildes mit sich bringen, und der Mangel eines Massstabes für die Grösse der Wirkung im Inneren der Zelle, so lange sie vom Lichte noch nicht getödtet ist, stellen genauen quantitativen Bestimmungen fast unüberwindliche Schwierigkeiten entgegen. Ich habe mich daher vorläufig darauf beschränken müssen, zu constatiren, und hierauf kam es mir ja mit Rücksicht auf die Lichtabsorption im Chlorophyllfarbstoff wesentlich nur an — dass überhaupt eine Steigerung und zwar eine entschiedene Steigerung der Wirkung im Blau eintritt.

Hierüber ist allerdings ein Zweifel nicht möglich. Jedoch bedarf es auch hierzu einer sorgsamen Beachtung der Intensität der wirksamen Farbe, denn bei den bedeutenden Intensitäten, die bei meinen Versuchen in Wirksamkeit treten, werden die Zellen schon in kurzer Zeit auch im gelben und grünen Lichte getödtet.

Eine dunklere und eine hellere Lösung von Chlorkupfer, die beide in der Breite ihres Absorptionsspectrums nur wenig abweichen, zeigen schon enorme Differenzen in der Grösse ihrer Wirkung auf die Pflanzenzelle. So wirkt z. B. das Sonnenbild mit dem Spectrum ζ Taf. XXVI., welches entsteht, wenn die Strahlen eine etwa 10 mm dicke Schicht einer Lösung von Chlorkupfer durchstreichen, nur äusserst wenig. Stärker wirkt schon das mit dem Spectrum η, und ein grünes Sonnenbild mit dem Spectrum ϑ — entstanden durch Einschaltung einer etwa 5 mm dicken Schicht einer Chlorkupferlösung — zeigt eine äusserst starke, im Verhältniss zu den beiden erstgenannten grünen Sonnenbildern enorme Wirkung auf die Pflanzenzelle. Dieses Sonnenbild enthält aber bereits einen bedeutenden Antheil an blauen

Strahlen, trotzdem die Lösung von Chlorkupfer, durch welche es erzeugt wird, dem Auge noch ganz grün erscheint.

Gleich starke Wirkungen zeigen die blauen Sonnenbilder, auch diejenigen, welche durch Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxyd-Ammoniak erzeugt werden, obgleich diese Lösungen, wie ich bereits an einer früheren Stelle hervorhob, auch die blauen Strahlen stark absorbiren, daher im concentrirten Zustande nur ein sehr lichtschwaches Blau hindurchlassen.

Will man daher die Wirkung des blauen Lichtes ihrem Effecte nach mit der des grünen Lichtes bei Anwendung von Lösungen von schwefelsaurem Kupferoxyd-Ammoniak und von Chlorkupfer, die hierzu gewöhnlich benutzt werden, vergleichen, so darf man die blauen Lösungen nicht zu dunkel nehmen. Ich hebe dies nur hervor, weil die Nichtberücksichtigung dieses Umstandes in den Versuchen über die relative Energie der Farben im Assimilationsvorgange so viele Missverständnisse hervorgerufen hat.

Allerdings lassen die helleren Lösungen von schwefelsauren Kupferoxyd-Ammoniak auch etwas verdunkeltes Grün hindurchtreten, allein die helleren Chlorkupferlösungen lassen noch mehr blaue Strahlen hindurch. Nimmt man hierauf und auf die relativen Intensitäten des hindurchtretenden grünen und blauen Lichtes Rücksicht, so überzeugt man sich leicht, dass auch die lichtschwächeren blauen Sonnenbilder noch wirksamer sind, als die lichtstärkeren grünen. Dieser Umstand wirft aber ein unerwartetes Licht auf die Bedeutung der grünen Farbe der Vegetation, durch welche jenes die Oxydation des Zellinhaltes am wirksamsten fördernde Blau fast völlig absorbirt wird.

C. Die im intensiven Licht verbrennlichen, und die in demselben unverbrennlichen Bestandtheile der Zelle.

Ich gehe nun zur Untersuchung des Verhaltens der einzelnen Bestandtheile des Zelleninhaltes im intensiven Lichte über.

Wir haben gesehen, dass die zerstörenden Wirkungen des intensiven Lichtes auf die Pflanzenzelle von der Gegenwart von Sauerstoff bedingt sind. Die Untersuchung muss sich daher darauf richten, diejenigen besonderen Bestandtheile der Zelle, welche dem oxydirenden Einflusse des Sauerstoffs im Lichte unterliegen, von denjenigen zu unterscheiden, welche sich selbst im intensiven Lichte als unverbrennlich erweisen.



Man ist unbedingt berechtigt, anzunehmen, dass unter denjenigen Körpern in der Zelle, welche durch ihre Veränderungen im intensiven Lichte ihre grosse Affinität zum Sauerstoff verrathen, sich die eigentlichen Brennstoffe der normalen Athmung der grünen Theile der Gewächse befinden, ebenso, wie man gewiss unbedingt annehmen darf, dass diejenigen Inhaltsbestandtheile der Zelle, welche selbst unter Einfluss des intensivenLichtes bei Gegenwart von Sauerstoff ganz unverändert bleiben, keinesfalls unter den gewöhnlichen Beleuchtungsverhältnissen, unter welchen die Pflanze lebt, als Träger der Athmung dienen können.

Die bekannten, grösseren Formelemente der Pflanzenzelle lassen über ihr Verhalten im intensiven Licht nach dieser Richtung hin keinen Zweifel. Dagegen bedarf es vielleicht umfassenderer Beobachtungen, als sie mir augenblicklich zu Gebote stehen, um unter den an der Grenze unserer gegenwärtigen microscopischen Beobachtung stehenden morphologisch noch definirbaren Elementen im Protoplasma schon diejenigen mit Genauigkeit zu unterscheiden, welche im Lichte beständig und diejenigen, welche im Lichte unbeständig sind.

Ich theile hier die Ergebnisse, die ich mit meiner Methode bisher erreicht habe, mit und knüpfe daran einige Bemerkungen über im Einzelnen verwandte Resultate und literarische Angaben, die auf anderen Wegen erlangt sind.

1. Die Farbstoffe des Zellinhaltes im intensiven Licht.

Am leichtesten nachweisbar sind die Veränderungen, welche die Farbstoffe des Zellinhaltes und vor Allem der Chlorophyllfarbstoff im intensiven Lichte erleiden; denn die eintretende Wirkung springt hier unmittelbar durch die Zerstörung der Farbe in's Auge.

Ich habe bereits mitgetheilt, dass die Farbe der grünen Zellen in wenigen Minuten bei intensiver Beleuchtung verschwindet, dass dies aber nicht im rothen Lichte und nur bei Gegenwart von Sauertoff geschieht (vergl. S. 339 u. 340 und Taf. XI—XIV).

Es ist mir bisher nicht möglich gewesen, nachzuweisen, was aus dem verschwundenen Chlorophyllfarbstoff der Zelle wird. Man findet in Folge seiner Zerstörung keinen neuen Stoff in der Zelle, der als das Product der Zerstörung zu betrachten wäre. Ebensowenig ist in der Zelle eine Vermehrung der bereits vorhandenen Stoffe in

Folge seiner Zerstörung nachweisbar. Ich kann daher nach allen meinen bisherigen Erfahrungen nur die Vermuthung wiederholen, die ich schon in meiner ersten Mittheilung ausgesprochen habe, dass der Chlorophyllfarbstoff hierbei direct in die gasförmigen Producte der Athmung übergeht; denn seine Zerstörung lässt keine nachweisbaren Spuren in der Zelle zurück und sie ist augenscheinlich an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden.

A b e r a u c h d i e g l e i c h z e i t i g v o r h a n d e n e K o h l e n s ä u r e w i r d i n d e n P r o c e s s d e r Z e r s t ö r u n g d e s C h l o r o p h y l l f a r b s t o f f e s n i [illegible]

I[illegible]ter Einfluss bestimmter Gase habe [illegible] au[illegible] Ga[illegible]e[illegible] in welcher die insolirten Objecte lagen, atm[illegible]sche Luft strei[illegible] lassen, die ich vorher mit allen Mitte[illegible]atte, welche bei quantitativen Analysen ang[illegible]andt [illegible] igen Absorption der Kohlensäure für genügend befunden werden. Ich liess die atmospärische Luft unmittelbar vor ihrem Eintritt in die Gaskammer Blase für Blase durch drei mit einander verkoppelte Liebigsche Apparate streichen, und habe den Versuch erst begonnen, nachdem alle Luft, welche die Gaskammer vorher enthielt, vollständig durch reinen Wasserstoff verdrängt war. Wie oft ich auch diesen Versuch wiederholte, die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes und, wie ich hier gleich noch bemerken will, auch die anderen Wirkungen des Lichtes auf die Zelle traten in allen Farben ebenso rasch und energisch wie in gewöhnlicher, kohlensäurehaltiger, atmosphärischer Luft ein. (Man vergleiche auch die Versuche 37—40.)

Es mag zweifelhaft sein, ob es möglich ist, einen Raum, in welchem sich einige Pflanzenzellen befinden, absolut frei von Kohlensäure herzustellen. Allein soviel steht nach meinen Versuchen unbedingt fest: Die Herabsetzung der Sauerstoff-Spannung im umgebenden Raume unter eine bestimmte Grenze beeinträchtigt die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes im Lichte sofort, und hebt dieselbe sogar vollständig auf. Dagegen übt die Herabsetzung der Kohlensäure-Spannung, selbst wenn diese auf eine ganz verschwindende Grösse fällt, gar keinen Einfluss auf die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes im Lichte aus. Sie stört sie nicht und verzögert sie nicht.

Diese Thatsache wird ihre Verwendung für die theoretischen

Schlüsse finden, welche ich aus meinen Versuchen über die Function des Chlorophyllfarbstoffes ziehen zu dürfen glaube.

Ebenso die weitere Thatsache, dass in einem reinen Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff die photochemische Wirkung des Lichtes ausbleibt. Sie unterstützt und vervollständigt die in den Versuchen in kohlensäurefreien Räumen gewonnenen Resultate und zeigt ihrerseits die Nichtbetheiligung der Kohlensäure an der Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes im Lichte. Die Versuche 28 bis 31 geben hierüber beispielsweise Auskunft. Sie zeigen, dass grüne Pflanzenzellen in quantitativ verschiedenen Gemengen von Kohlensäure und Wasserstoff, die frei von Sauerstoff sind — in welchen aber bekanntlich die Assimilation im Lichte durch die Versuchsobjecte möglich ist — in einem intensivem Lichte, welches sie sonst tödtet und entfärbt, dennoch trotz der vorhandenen Kohlensäure in jeder Beziehung ungestört und auch unverändert grün bleiben.

Eine der bemerkenswerthesten Thatsachen, die ich bei den Zerstörungserscheinungen des Chlorophyllfarbstoffes in meinen Versuchen gefunden habe, ist ferner die Unfähigkeit der lebenden Zelle den zerstörten Chlorophyllfarbstoff zu regeniren, auch wenn die Zelle selbst nach der Insolation noch lebend und vegetationsfähig zurückbleibt.

Es ist dies nicht schwer nachzuweisen, da man den Versuch im intensiven Lichte in jedem Augenblicke unterbrechen, also auch in einem Stadium beenden kann, in welchem der Lichttod der Zelle noch nicht eingetreten, das Chlorophyll aber an einer localen Stelle der Zelle bereits ganz oder theilweise zerstört ist.

Die Entfärbung erfolgt verhältnissmässig langsam und ist im Beginne der Lichtwirkung, also am Anfange der Insolation noch so gering, dass es, wenn man den Versuch kurz — etwa eine Minute — nach seinem Beginne unterbricht, oft schwer hält, sich von der eingetretenen Entfärbung zu überzeugen und dieselbe nur durch einen sehr genauen Vergleich der insolirten mit der nicht insolirten benachbarten Stelle constatiren kann. Man kann daher den Versuch bei jedem beliebigen Grade der Entfärbung des Chlorophyllfarbstoffes zum Abschluss bringen.

Zu solchen Versuchen eignen sich die längeren Nitella-Zellen

vorzüglich. Ich habe bereits früher erwähnt, dass sie, wenn sie an einer localen Stelle insolirt werden, sich nachher ungestört Wochen und Monate lang lebend erhalten und weiter wachsen.

Wie gross oder wie klein immer in Folge der Insolation die Entfärbung der Chlorophyllkörper an der insolirten Stelle auch gewesen sein mag, der Farbstoff stellt sich später in ihnen nicht wieder her.

Lösen sich — wie dies bei kurzer Insolation gewöhnlich der Fall ist — die schwach entfärbten Chlorophyllkörper der insolirten Stelle von der Wand ab und fallen sie dann in die Stromebene hinab, so entblösst sich hierdurch nach und nach die insolirte Stelle ganz von ihren Chlorophyllkörpern und wird völlig nackt (Fig. 5 Taf. XII.). Die vom Strom fortgerissenen Chlorophyllkörper entfärben sich jetzt nach und nach auch ohne weitere Insolation immer mehr, und erblassen endlich vollständig; die nackte Stelle bleibt aber nackt und an ihr findet auch keine Wiedererzeugung von neuen Chlorophyllkörpern mehr statt.

Diese Erfahrungen, die ich hier über die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Pflanzenzelle mitgetheilt habe, führen zu dem Schluss, dass die Zerstörung des Chlorophylls, wo immer sie in der Natur eintreten möchte, ein pathologischer, der Pflanze schädlicher Process ist, aber nicht, wie man mehrfach behaupten wollte, ein normaler Vorgang sein kann, der im Assimilationsprocesse des Kohlenstoffes seine nothwendige Stelle einnimmt.

Ich glaube deshalb hier auch die weitläufige Literatur nicht im Einzelnen besprechen zu müssen, die sich seit Sennebier über die Frage nach der Zerstörung des Chlorophylls im Lichte und nach dem physiologischen Werthe dieses Vorganges angehäuft hat.

Schon über die Thatsache der Zerstörung, und über die relative Energie, welche hierbei die verschiedenen Farben entwickeln, und mehr noch über die mögliche Bedeutung des Vorganges im Leben der Pflanze gingen die Meinungen weit auseinander. Zwingende und überzeugende Gründe wurden allerdings für keine geltend gemacht, denn die empirischen Grundlagen, welche in den Beobachtungen vorlagen, waren hierzu nicht ausreichend.

Man versuchte der Frage näher zu treten einerseits durch Unter-



suchung der Veränderungen, welche die aus der Pflanze gewonnenen grünen Chlorophyllösungen im Lichte erleiden, anderseits durch Beobachtungen, die sich an Pflanzen im Freien, an ihren natürlichen Standorten von selbst darbieten. Das Verhalten der Chlorophylllösungen kann aber nicht ohne Weiteres auf die Verhältnisse in den lebenden Zellen übertragen werden, und die Beobachtungen im Freien, das Erbleichen, Gelbwerden und die Verfärbung von Pflanzentheilen, die namentlich im Winter den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, fassen das Phänomen unter zu complicirten Bedingungen, unter welchen die verschiedensten schädlichen Ursachen zusammenwirken.

Wir sehen daher die Einen die Ursache der Entfärbung dem Frost, die Anderen der Wärme, die Dritten dem Lichte zuschreiben.

Auch die Versuche, die Frage direct und experimentell anzugreifen, sind nicht mit derjenigen Vorsicht unternommen worden, welche die exacte Lösung einer naturwissenschaftlichen Aufgabe verlangt.

Wenn Gewebe und zumal Gewebe von Landpflanzen — wie dies bei diesen Versuchen geschehen ist — tage- und wochenlang in Wasser macerirt werden, dann müssen selbstverständlich die Erscheinungen der Erkrankung und des Todes mit allen ihren nothwendigen Folgen in ihnen eintreten; zu diesen gehören dann auch die Verfärbung und das Erbleichen der Gewebe, und die Zerstörung der Chlorophyllkörper.

Mehr oder weniger bleibt es in allen hierher gehörigen Versuchen ungewiss und zweifelhaft, ob die beobachteten Entfärbungen directe Lichtwirkungen sind oder secundäre Folgen der eingetretenen Erkrankung und Zerstörung in den Geweben.

Auch bezüglich dieser Versuche will ich daher ohne eingehendere und specielle Kritik nur auf die Literatur des Gegenstandes verweisen, die ich hier unten zusammenstelle.[1])

---

1) Nähere oder entferntere Angaben, die sich auf die im Text behandelte Frage nach der Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze beziehen, finden sich in folgenden Abhandlungen:

Mohl: Ueber die winterliche Färbung der Blätter, 1837 (Vermischte Schriften XIX.).

Sachs: Abwechselndes Erbleichen und Dunkelwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Berichte d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Leipzig 1859; Flora 1862 S. 219—221; Handbuch der Experimentalphysiologie 1865, S. 15 u. 16.

Die Möglichkeit der Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes durch Licht auch in der lebenden Pflanzenzelle kann allerdings nach meinen Versuchen im intensiven Lichte nicht mehr in Abrede gestellt werden, denn sie ist unter Erhaltung des Lebens der Pflanzenzelle in ihnen direct nachgewiesen. Allein jetzt liegen auch die Bedingungen der Zerstörung des Farbstoffes klar vor Augen, da es der Experimentator in der Hand hat, je nachdem er will, in wenigen Minuten die Zerstörung der Farbe im intensiven Lichte auszuführen oder den Versuch so einzurichten, dass sie trotz der intensiven Beleuchtung unt[illegible]

Auf die Frage er[illegible] unt[illegible] den natürlichen Bedingungen der Vegetation eine r[illegible]mässige [illegible]ung des Chlorophyllfarbstoffes im normalen Stoffwech[illegible] der [illegible]elle eintritt, werde ich noch später zurückzukomme[illegible]

Nicht blos der C[illegible]lfarbstoff, auch andere, gelbe, blaue, rothe Farbstoffe werden unter denselben Bedingungen im intensiven Lichte und im Sauerstoff in der Pflanzenzelle zerstört.

Doch keineswegs alle Farbstoffe, die sich in den Pflanzen vorfinden.

Es bedarf umfassender Beobachtungen, um hier die durch Licht zerstörbaren und die nicht zerstörbaren abzugrenzen und zu allgemeinen Schlüssen zu gelangen, die vielleicht vorhandene Beziehungen zwischen der Zerstörbarkeit der Farbstoffe des Zellinhaltes im Licht und ihrem genetischen Zusammenhange mit dem Chlorophyllfarbstoff

Askenasy: Zur Kenntniss des Chlorophylls. Bot. Ztg. 1867, S. 228—229.
Kraus: Ueber winterliche Verfärbung immergrüner Gewächse. Bot. Zeit. 1872. S. 109.
Batalin: Ueber Zerstörung des Chlorophylls in lebenden Organen. Bot. Zeit. 1874. S. 433.
Wiesner: Ueber die Beziehung des Lichtes zum Chlorophyll. Sitzungsber. der Wien. Akad. 1874.
Askenasy: Ueber Zerstörung des Chlorophylls lebender Pflanzen durch Licht. Bot. Zeit. 1875. S. 457.
Haberlandt: Ueber die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzungsber. der Wien. Akad. 1876.
Wiesner: Die natürlichen Einrichtungen zum Schutz des Chlorophylls. Wien 1876.
Böhm: Ueber Verfärbung grüner Blätter im intensiven Licht. Landw. Vers.-Stationen 1877. S. 463.

aufdecken können, denn die verschiedenen Farbstoffe verhalten sich unter gleichen Umständen verschieden.

So scheint der rothe Farbstoff, welcher viele Ruhesporen der Algen, namentlich die befruchteten Oosporen auszeichnet, im Lichte nicht zerstörbar zu sein, oder vielleicht nur äusserst schwer zerstörbar. Dagegen erblasst der stahlblaue Farbstoff der Phycochromaceen — Oscillarineen, Nostocaceen u. s. w. —, der braune Farbstoff der Diatomaceen, Phaeosporeen und Fucaceen und der rothe Farbstoff der Florideen, wie es scheint, in allen Modificationen, in welchen diese Farben auftreteu können, im intensiven Lichte fast ebenso leicht, als der eigentliche Chlorophyllfarbstoff der grünen Gewächse.

Die Blüthenfarbstoffe verhalten sich, wie es scheint, sehr verschieden. So werden die gelb-rothen Farbstoffe in den Zungenblüthen von Calendula leicht völlig farblos im intensiven Licht, während die von Narcissus poeticus sich unter den gleichen Umständen nicht entfärben. Die blaue Zellflüssigkeit von Tradescantia virginica verliert ihren Farbstoff leicht, während andere blaue Blüthenfarben schwer oder gar nicht zerstörbar scheinen. Die gleichzeitige Insolation der blauen Filamenthaare von Tradescantia virginica und ihrer gelben Pollenkörner im Versuche 48 (Taf. XV. Fig. 2, 3) ist geeignet, dies verschiedene Verhalten der Farben unter gleichen Umständen zu illustriren.

Diese Beispiele mögen genügen. Ausführlicheres behalte ich späteren Mittheilungen vor.

2. Das Grundgerüste der Chlorophyllkörper und seine Einschlüsse im intensiven Licht.

Ein besonderes Interesse bei den Versuchen im intensiven Licht nimmt die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper mit ihren Einschlüssen in Anspruch,

Die Chlorophyllkörper dienen in den grünen Gewächsen nicht bloss als Organe der Assimilation — als welche man sie jetzt ausschliesslich bezeichnet —, sondern sie sind vorwiegend Organe der Athmung.

Die morphologischen und microchemischen Veränderungen, welche ihre Substanz und ihre Einschlüsse im intensiven Lichte er-

leiden, sind geeignet, diese ihre doppelte Function im Gaswechsel zu veranschaulichen.

Wenn auch die grünen Organe im Lichte Sauerstoff abgeben, so darf man doch den Umstand nicht ausser Acht lassen, dass die Chlorophyllkörper vermöge ihrer Structur und chemischen Beschaffenheit den Sauerstoff nothwendig in hohem Grade binden und zugleich auf das entstehende Assimilationsproduct übertragen müssen. Nach ihrem Verhalten zum Sauerstoff und zum Lichte wird man daher auch den physiologischen Werth der Substanzen zu beurtheilen haben, die in den Chlorophyllkör[illegible] abgelagert werden.

Schon die anatom[illegible] die Feststellung der Anzahl und der Verbreitung [illegible]ungsproducte in den Chlorophyllkörpern verlangt eine kurz[illegible]rung.

Am gründlichsten ist [illegible] der Stärkegehalt der Chlorophyllkörper untersucht w[illegible]

Nachdem, wie man weiss, zuerst Mohl[1]) durch seine umfassenden Untersuchungen die weite Verbreitung der Stärke im Chlorophyll nachgewiesen und später Böhm[2]) durch die von ihm verbesserte Jod-Reaction ein Mittel zur leichteren Erkennung der Stärke im Chlorophyllkorn aufgefunden hatte, fing man fast allgemein an, die Stärke als ein nothwendiges Bildungsproduct der Chlorophyllkörper zu betrachten.

Allein schon Mohl gab an, dass viele Pflanzen in ihren Chlorophyllkörpern keine Stärke besitzen. Bei einigen Pflanzen, welche Mohl mit negativem Erfolge untersucht hatte, fand zwar Böhm dann

1) Untersuchungen über die anatomischen Verhältnisse des Chlorophylls, Dissertation vom Jahre 1837 (Vermischte Schriften XXVI.) und Ueber den Bau des Chlorophylls, Bot. Zeit. 1855. Schon in dem ersten Aufsatze vom Jahre 1837 spricht Mohl die Ansicht aus, dass die Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörper als Reservenahrung in der Pflanze abgelagert würden. Er sagt dort: „Fragt man „nach dem physiologischen Zwecke, welchen die Natur durch diesen Absatz von „Amylum in den Blättern erreicht, so möchte wohl darauf zu antworten sein, dass „es eine Reservenahrung ist, dazu bestimmt, um bei den nur einmal blühenden „Gewächsen zur Entwickelung der Frucht verwendet zu werden und um bei den „ausdauernden, im Winter ihre Blätter verlierenden Gewächsen im Herbste in den „Stamm übergeführt und daselbst als Material niedergelegt zu werden, auf dessen „Kosten sich im nächsten Frühjahr die Knospen entwickeln sollen."

2) Beiträge zur Kenntniss des Chlorophylls. Sitzungsber. d. Wien. Akad. November 1856.

noch Stärke, allein er macht zugleich selbst einige Pflanzen namhaft, welche absolut frei von Stärke sind; so besonders Allium fistulosum, Asphodelus luteus, Orchis militaris, Lactuca sativa, die seither immer als Beispiele für stärkefreie Chlorophyllkörper in den Lehrbüchern angeführt werden.

Man wurde aber bald darauf aufmerksam, dass die Chlorophyllkörper auch farblose Einschlüsse enthalten, die nicht Stärke sind, und die man allgemein für Fett- oder Oeltropfen ansah.

So zeigte ich selbst schon 1855 in meinem ersten Aufsatze über die Befruchtung[1]), dass bei einer Alge, der Vaucheria sessilis, die Chlorophyllkörper zwar gleichfalls frei von Stärke sind, dass dafür aber Oel zwischen denselben vorkomme und als Bildungsmaterial in den Oogonien angesammelt werde. Später vermehrte namentlich Nägeli[2]) die Beispiele, in welchen Fetttropfen neben oder anstatt Stärke in den Chlorophyllkörpern vorkommen, durch Hinweis auf Rhipsalis funalis, Cereus variabilis und die nicht grünen Süsswasser- und Meeres-Algen. Dann machte wieder Sachs[3]) darauf aufmerksam, dass bei Allium Cepa Stärke in den Chlorophyllkörpern fehlt, und endlich wies Briosi[4]) ausführlich und eingehend nach, dass auch in der Familie der Musaceen Stärke in den Chlorophyllkörpern durchweg fehle, dafür aber eine normale Bildung von Fetttropfen in ihnen erfolgt, von denen er sich zugleich überzeugen konnte, dass sie regelmässig aus ihnen hervortreten.

Hiermit ist aber die Liste der Pflanzen, deren Chlorophyllkörper keine Stärke führen, noch lange nicht erschöpft und ebensowenig die Liste der Pflanzen, deren Chlorophyllkörper Fetttropfen enthalten. So werden noch hier und da Selaginella, Cycas, Stratiotes aloides, Lilium Martagon, Olea Europaea, Begonia als Pflanzen mit Chlorophyllkörpern ohne Stärke genannt.

Unter den hierher gehörigen Pflanzen, die ich noch nennen will, weil sie in den hier mitgetheilten photochemischen Versuchen

---

1) Monatsberichte der Berl. Akad. d. Wiss. vom März 1855. — S. 6 des Separats-Abdrucks.

2) Die Stärkekörner. Seite 398 u. f. Pflanzenphysiologische Untersuchungen Heft 2, 1858.

3) Bot. Zeit. 1862, S. 369; Flora 1863; Experimentalphysiologie S. 28

4) Bot. Zeit. 1873, S. 529 u. f.

Verwendung gefunden haben, ist z. B. die Existenz von kleinen, glänzenden Fetttropfen in den grünen Bändern der Spirogyren längst bekannt. Ebenso besitzen aber auch die Chlorophyllkörper der Characeen häufig anstatt oder neben Stärke farblose Fetttropfen, die — wie bei den Musaceen — aus ihnen im Laufe der Entwickelung hervortreten.

Man hat bei der Function der Chlorophyllkörper fast nur auf Stärke und Fetttropfen Rücksicht genommen, weil dies die einzigen Formelemente sind, die bisher morphologisch erkennbar in der Grundsubstanz aufgefunden wurden. Nur in einigen Fällen, in welchen weder Stärke noch Fett gefunden wurde, nahm man noch an, dass in den Chlorophyllkörpern Glycose oder Mannit gebildet werde, weil diese Körper reichlich in den Blättern vorhanden waren.

Allein Stärke und Fetttropfen sind keineswegs die einzigen Bildungsproducte der Chlorophyllkörper, nicht einmal die einzigen direct in den Chlorophyllkörpern anatomisch sichtbaren. So habe ich einen Fall gefunden, welcher zeigt, dass auch höher oxydirte Körper aus der Klasse der organischen Säuren unmittelbar in den Chlorophyllkörpern gebildet werden und der es zugleich höchst wahrscheinlich macht, dass unter den sogenannten farblosen Fett- und Oeltropfen, welche in so vielen Chlorophyllkörpern beobachtet werden, sich sehr verschiedene Producte verbergen mögen.

Bei Mesocarpus scalaris[1]) finden sich in allen Entwickelungsstadien der Pflanze in jeder Zelle eine grosse Anzahl fettartiger, glänzender, tropfenförmiger Bildungen (Fig. 5—8 Taf. XV), die man auf den ersten Blick, da sie auch in Alcohol und Aether verschwinden, leicht für Fett- oder Oeltropfen halten könnte, zumal sie grosse Aehnlichkeit mit den allerdings kleineren Tropfen besitzen, die so oft in den Spirogyra-Bändern auftreten.

Diese Tropfen werden sichtlich von der Chlorophyllplatte der Zelle gebildet und secernirt, sie bedecken dieselbe in grosser Zahl und in verschiedener Grösse, treten aus ihr, wie man namentlich in der Profillage deutlich sehen kann, unmittelbar hervor und werden

1) Ich habe diese Pflanze so bestimmt, obgleich ich sie nur in beginnender Copulation untersucht habe. Es sind die bekannten Fäden, die man früher allgemein als Mougeotia genuflexa zusammenfasste.

von hier aus in das Protoplasma der Zelle übergeführt. Diese Bildungen sind aber keine Fetttropfen, sondern mit einer resistenten Hülle versehene Bläschen, die in ihrem Inhalt Gerbstoff führen. Dass sie ganz und gar aus Gerbstoff bestehen, soll nicht behauptet werden und ist auch kaum anzunehmen; sie enthalten aber bedeutende Mengen von Gerbstoff innerhalb einer hüllenartigen Umgrenzung.

Sie mögen daher immerhin Gerbstoffbläschen heissen.

Die dunklen Färbungen und farbigen Niederschläge mit Eisensalzen (Fig. 7 Taf. XV), mit Kalibichromat und Millons Reagens (Fig. 8, 9 Taf. XV) lassen über ihre chemische und anatomische Beschaffenheit keinen Zweifel.

Diese Gerbstoffbläschen sind in der Zelle in ihrer Form sehr leicht zerstörbar. Schon geringe Eingriffe durch Wärme und mechanische Reize, namentlich aber alle Störungen, welche den Tod der Zelle zur Folge haben, vernichten sie scheinbar sofort, indem ihr Inhalt verschwindet oder sich vielmehr mit dem Zellsaft mischt.

Aber ihre Hüllen bleiben, wenn auch unscheinbar und etwas zusammengefallen an der Chlorophyllplatte haften, bekleiden dieselbe netzartig und geben ihr hierdurch ein schaumartiges Aussehen (Fig. 10 a b und Fig. 11 Taf. XV).

Zu den genannten Bildungsproducten der Chlorophyllkörper — Stärke, Fett, Zucker?, Gerbstoff — treten nun als unterscheidbare Bestandtheile in ihnen noch die Substanzen hinzu, deren Existenz in den Chlorophyllkörpern ich in dem ersten Abschnitte dieses Aufsatzes nachgewiesen habe, nämlich das ganz allgemein in den Chlorophyllkörpern verbreitete und in ihre Constitution gehörige Oel, welches den Chlorophyllfarbstoff aufgelöst hält, und endlich das Hypochlorin, welches in allen grünen Chlorophyllkörpern als normales Product ihrer Function erscheint.

Es unterliegen aber diese verschiedenen Bestandtheile und Einschlüsse der Grundsubstanz der Chlorophyllkörper bei meinen Versuchen im intensiven Lichte durchaus nicht sämmtlich und nicht in gleicher Weise der Einwirkung des Lichtes. Die einen werden vom Lichte afficirt, die anderen nicht, und so gewinnt man vermittelst dieser directen photochemischen Methode einen unmittelbaren Einblick in die Beziehungen der Bestandtheile des Chlorophyllkörpers zur

Athmung und zwar direct zur Sauerstoff-Aufnahme der grünen Gewächse.

Zunächst die Grundsubstanz selbst.

Sie bleibt nach der Insolation der Chlorophyllkörper in einem Zustande zurück, der viel Aehnlichkeit hat mit dem Zustande der Grundsubstanz von Chlorophyllkörpern, welche durch Alkohol, oder andere Lösungsmittel entfärbt und entölt sind.

Die belichteten Chlorophyllkörper erscheinen farblos, aber mit ihren unveränderten ovalen oder polyedrischen Formen (Taf. XII. Fig. 6, 7). Selbst die zackigen Chlorophyllbänder der Spirogyren behalten ihre Form bei und besitzen meist noch die Auszackungen ihres Randes, die im lebenden Zustande so veränderlich sind (Taf. XIII. Fig. 14, Taf. XIV. Fig. 2). Nur hin und wieder findet man diese Zacken eingezogen, das Band in seiner Breite contrahirt oder den zackigen Rand unter der Einwirkung des intensiven Lichtes umgebogen, etwa in der Weise, wie freie Chlorophyllkörper im starken Lichte Profillage annehmen. Solche Contractionen und Bewegungen werden in den Fällen sichtbar, in welchen die schädlichen Grade der Lichtwirkung langsam eintreten, in welchen also eine immerhin beträchtliche Zeit verstreicht, bis der Lichttod des Bandes eintritt.

Auch seiner Structur nach bildet das durch Licht entfärbte Chlorophyllkorn oder Chlorophyllband ein mehr oder minder deutliches, schwammförmiges Gerüste, welches vollkommen den Gerüsten gleicht, die — wie ich dies früher zeigte — durch andere Behandlungsweisen, durch Lösungsmittel, verdünnte Säuren, feuchte Wärme aus den Chlorophyllkörpern gewonnen werden können.

Ueber die chemischen Eigenschaften dieses Gerüstes lässt sich kaum etwas Bestimmteres aussagen, wenn man den wenig bezeichnenden Ausdruck, dass dasselbe protoplasmatische Beschaffenheit zeigt, vermeiden will. In noch höherem Grade als das Protoplasmanetz hat das Gerüst die Eigenschaft, Jod und Farbstoffe aufzuspeichern, eine Eigenschaft, die vermuthlich hier wie dort mit der porösen Beschaffenheit der Bildungen zusammenhängt. Unbedingt aber hat die Substanz, aus welcher das Gerüste besteht, durch die Insolation eine Veränderung seiner Beschaffenheit erfahren. Dies geht daraus hervor, dass die entfärbten Chlorophyllkörper eine grössere Resistenzfähigkeit gegen äussere Einflüsse zeigen, als die nicht entfärbten grünen.

Tödtet man eine Nitella-Zelle durch Insolation an einer kleinen begrenzten Stelle in kurzer Zeit (Taf. XII. Fig. 2), so dass die entfärbten Chlorophyllkörper nun unbeweglich an der insolirten Stelle liegen bleiben, so sieht man bald darauf alle gewöhnlichen Todeserscheinungen längs des ganzen Schlauches, d. h. an allen grün gebliebenen nicht insolirten Stellen des Schlauches eintreten.

Unter den gewöhnlichen Ablösungserscheinungen des Plasmaschlauches von der Wand gerathen hier die grünen Chlorophyllkörper in Unordnung, indem die Reihen, die sie bilden, sich auflösen (Fig. 3 Taf. XII) und verlieren, indem sie Wasser aufnehmen und quellen, ihre normale Gestalt und verwandeln sich hierbei, indem sie nach und nach zu Grunde gehen, in jene Chlorophyllbläschen, die schon Göppert und Cohn [1]) beschrieben haben.

Die entfärbten Chlorophyllkörper der insolirten Stelle verhalten sich dagegen durchaus anders.

Sie bleiben in ihrer Wandlage, zeigen höchstens geringe Störungen in der Anordnung ihrer Reihen (Fig. 3 Taf. XII), sie verändern ferner ihre Gestalt nicht, zeigen namentlich nirgends Spuren der starken Quellung, wie sie die benachbarten grünen nicht insolirten erleiden und man findet sie endlich noch nach Monaten auch in Präparaten, die in Wasser liegen, nahezu unverändert in Form und Beschaffenheit vor (Fig. 6, 7 Taf. XII.), nachdem ihre benachbarten grünen Chlorophyllkörper längst zu Grunde gegangen sind.

Ebenso beständig sind die im Licht entfärbten Chlorophyllbänder der Spirogyren.

Es ist bekannt, wie leicht durch allerlei schädliche oder Todes-Ursachen — z. B. durch höhere Wärmegrade, durch mechanische Verletzung u. s. w. — die Bänder der Spirogyren ihre Gestalt aufgeben, sich contrahiren, in Stücke reissen, oder unter verschiedenen Formen aufquellen und zu wurstartigen Schläuchen werden. Die durch Licht getödteten Spirogyrenbänder erstarren dagegen in ihrer normalen Form mit allen Configurationen des Bandes, die sie besitzen (Fig. 2 u. 4 Taf. XIV.) und verharren später unabänderlich in dieser Gestalt ganz so, wie dies nur noch geschieht, wenn sie durch Alkohol oder andere Lösungsmittel vorher vollständig entfärbt und entölt sind.

1) Bot. Zeit. 1849, S. 681.

Ich habe bereits früher erwähnt, dass sie, wenn sie an localen Stelle insolirt werden, sich nachher ungestört Wochen lang lebend erhalten und weiter wachsen.

e gross oder wie klein immer in Folge der Insolation die rbung der Chlorophyllkörper an der insolirten Stelle auch ge- en sein mag, der Farbstoff stellt sich später in ihnen nicht ler her.

sen sich — wie dies bei kurzer Insolation gewöhnlich der Fall — die schwach entfärbten Chlorophyllkörper der insolirten Stelle der [illegible] d [illegible] n die Stromebene hinab, so st [illegible] h [illegible] die insolirte Stelle ganz von Cl [illegible] g nackt (Fig. 5 Taf. XII.). [illegible] rom fortgeri [illegible] nen [illegible] llkörper entfärben sich jetzt [illegible] d nach [illegible] tion immer mehr, und er- blassen e [illegible] Stelle bleibt aber nackt und an ihr findet auch keine [illegible] dererzeugung von neuen Chlorophyll- körpern mehr statt.

Diese Erfahrungen, die i[illegible] hier über die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in der lebend[illegible] Pflanzenzelle mitgetheilt habe, führen zu dem Schluss, dass die Zerstörung des Chlorophylls, wo immer sie in der Natur eintreten möchte, ein pathologischer, der Pflanze schädlicher Process ist, aber nicht, wie man mehrfach behaupten wollte, ein normaler Vorgang sein kann, der im Assimilationsprocesse des Kohlenstoffes seine nothwendige Stelle einnimmt.

Ich glaube deshalb hier auch die weitläufige Literatur nicht im Einzelnen besprechen zu müssen, die sich seit Sennebier über die Frage nach der Zerstörung des Chlorophylls im Lichte und nach dem physiologischen Werthe dieses Vorganges angehäuft hat.

Schon über die Thatsache der Zerstörung, und über die relative Energie, welche hierbei die verschiedenenen Farben entwickeln, und mehr noch über die mögliche Bedeutung des Vorganges im Leben der Pflanze gingen die Meinungen weit auseinander. Zwingende und überzeugende Gründe wurden allerdings für keine geltend gemacht, denn die empirischen Grundlagen, welche in den Beobachtungen vorlagen, waren hierzu nicht ausreichend.

Man versuchte der Frage näher zu treten einerseits durch Unter-

suchung der Veränderungen, welche die aus der Pflanze gewonnenen grünen Chlorophyllösungen im Lichte erleiden, anderseits durch Beobachtungen, die sich an Pflanzen im Freien, an ihren natürlichen Standorten von selbst darbieten. Das Verhalten der Chlorophylllösungen kann aber nicht ohne Weiteres auf die Verhältnisse in den lebenden Zellen übertragen werden, und die Beobachtungen im Freien, das Erbleichen, Gelbwerden und die Verfärbung von Pflanzentheilen, die namentlich im Winter den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt sind, fassen das Phänomen unter zu complicirten Bedingungen, unter welchen die verschiedensten schädlichen Ursachen zusammenwirken.

Wir sehen daher die Einen die Ursache der Entfärbung dem Frost, die Anderen der Wärme, die Dritten dem Lichte zuschreiben.

Auch die Versuche, die Frage direct und experimentell anzugreifen, sind nicht mit derjenigen Vorsicht unternommen worden, welche die exacte Lösung einer naturwissenschaftlichen Aufgabe verlangt.

Wenn Gewebe und zumal Gewebe von Landpflanzen — wie dies bei diesen Versuchen geschehen ist — tage- und wochenlang in Wasser macerirt werden, dann müssen selbstverständlich die Erscheinungen der Erkrankung und des Todes mit allen ihren nothwendigen Folgen in ihnen eintreten; zu diesen gehören dann auch die Verfärbung und das Erbleichen der Gewebe, und die Zerstörung der Chlorophyllkörper.

Mehr oder weniger bleibt es in allen hierher gehörigen Versuchen ungewiss und zweifelhaft, ob die beobachteten Entfärbungen directe Lichtwirkungen sind oder secundäre Folgen der eingetretenen Erkrankung und Zerstörung in den Geweben.

Auch bezüglich dieser Versuche will ich daher ohne eingehendere und specielle Kritik nur auf die Literatur des Gegenstandes verweisen, die ich hier unten zusammenstelle.[1])

---

1) Nähere oder entferntere Angaben, die sich auf die im Text behandelte Frage nach der Zerstörung des Chlorophylls in der lebenden Pflanze beziehen, finden sich in folgenden Abhandlungen:

Mohl: Ueber die winterliche Färbung der Blätter, 1837 (Vermischte Schriften XIX.).

Sachs: Abwechselndes Erbleichen und Dunkelwerden der Blätter bei wechselnder Beleuchtung. Berichte d. Sächs. Gesellsch. d. Wiss., Leipzig 1859; Flora 1862 S. 219–221; Handbuch der Experimentalphysiologie 1865, S. 15 u. 16.

ispiel ist für die verschiedene Wirkung der Farben, so mögen die inungen bei Mesocarpus im blauen und rothen Licht hier ls gegenüber gestellt werden. Im rothen Licht werden t die Gerbstoffbläschen vernichtet, der Inhalt fällt zusammen l die Chlorophyllplatte contrahirt sich, aber die Farbe der Chlorophyllplatte bleibt völlig unverändert (Fig. 11 Taf. XV.). Im uen Licht (Fig. 10 Taf. XV) wird in derselben und in kürzerer Zeit die Farbe der Chlorophyllplatte zerstört, die Platte contrahirt sich, der Zellinhalt fällt zusammen, aber die Gerbstoffbläschen bleiben zunächst, u [illegible] itact bestehen und zerfliessen erst später, [illegible] her bereits aufgehört hatte.

3. [illegible] n i [illegible] tensiven Licht.

G [illegible] den von de [illegible] r besprochenen Einschlüssen der [illegible] Lichte das Hypochlorin.

[illegible] vom [illegible] fenen Zellen und gerade so weit, als sie vom [illegible] hte getroffen werden, fehlt jede Spur von Hyp [illegible] Genauer sind die Erscheinungen, die hierbei beobachtet werden, folgende:

Werden die Zellen eines Algen-Fadens, z. B. von Oedogonium, Spirogyra, Cladophora, Mesocarpus u. s. w., im Lichte entfärbt, so bleiben, wie bereits mehrfach mitgetheilt, die nicht insolirten Zellen des Fadens intact erhalten. Uebergiesst man nun einen solchen Faden mit verdünnter Salzsäure, so wird jetzt (Taf. XIV. Fig. 1, 2, 3) das Hypochlorin in den nicht insolirten Zellen nach wenigen, 6–24 Stunden in der beschriebenen Weise in Form der rostbraunen Bildungen am Rande der Bänder und an den Amylumheerden sichtbar, die vorher insolirten Zellen (b c d in Fig. 1, die Endzelle in Fig. 2, und a b c d Fig. 3) zeigen dagegen kein Hypochlorin mehr. Soweit die Wirkung des Lichtes reichte, so weit fehlt dasselbe, in den Endwindungen der Zelle a und d Fig. 3 ist es noch erhalten, weil diese schon ausserhalb des Sonnenbildes lagen.

Genau dasselbe zeigt sich an wahren Chlorophyllkörpern.

Ein an einer localen Stelle im Sonnenbilde entfärbter Nitella-Schlauch (Fig. 2 Taf. XXIV) zeigt später mit Salzsäure übergossen (Fig. 8 Taf. XXIV) in den entfärbten Chlorophyllkörpern kein Hypochlorin mehr, während es die benachbarten nicht insolirten

Chlorophyllkörper gewöhnlich noch in normaler Weise besitzen. Doch kommt hier öfters schon der Fall vor, dass das Hypochlorin in dem ganzen Schlauche, der zum Versuche benutzt wurde, an allen grünen Chlorophyllkörpern fehlt, auch an denen, die ausserhalb der localen Stelle lagen, welche insolirt und entfärbt wurde. Es hat sich dann die zerstörende Wirkung des Lichtes auf das Hypochlorin über die unmittelbar getroffene Stelle der Zelle hinaus fortgesetzt und verbreitet. Es ist dies leicht verständlich, denn ich habe bereits früher mitgetheilt, dass das Hypochlorin zu den am leichtesten zerstörbaren Körpern der Pflanzenzelle gehört. Schon bei geringen Temperaturerhöhungen, bei mechanischen Störungen, bei spontanen Erkrankungen der Zelle (Fig. 1, 2 Taf. XXIII) kann das Hypochlorin, wie ich Seite 310 zeigte, selbst bei völlig intacter Erhaltung des Chlorophyllfarbstoffes in der Zelle zerstört werden.

Kurz, das Verschwinden des Hypochlorins ist das früheste Zeichen einer schädlichen Einwirkung auf die Pflanzenzelle und seine Zerstörung erfolgt daher auch bei Einwirkung von intensivem Lichte früher als die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes.

Wird z. B. bei Spirogyra die Insolation schon kurz nach Beginn des Versuches unterbrochen, bevor noch der Chlorophyllfarbstoff der Bänder vernichtet ist (Fig. 5 Taf. XIV.) und wird dann der Faden mit Salzsäure begossen, so findet sich auch jetzt in den wenig oder halb entfärbten Bändern der insolirten Stelle (b c d) das Hypochlorin nicht mehr vor, obgleich es in den nicht insolirten Bändern in der gewöhnlichen Weise vorhanden ist.

Zur völligen Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in den Bändern der Spirogyra jugalis, deren Fäden Fig. 5 Taf. XIV. darstellt, sind bei der Lichtintensität, die in meinen Versuchen wirksam ist, mindestens 5—6 Minuten nöthig. Zur Zerstörung des Hypochlorins in ihnen genügen unter gleichen Umständen schon 2—3 Minuten.

Insolirt man unter den nothwendigen Massregeln ein microscopisches Präparat irgend eines grünen Gewebes, z. B. aus dem Blatte von Vallisneria spiralis (Fig. 10 Taf. XIV.) nur an einer local beschränkten Stelle, so dass ein Stück desselben vom Sonnenbilde getroffen wird, das Uebrige nicht, so drückt sich, wenn man das Präparat nachher mit Salzsäure behandelt, die hier besprochene,

im Verhältniss zum Chlorophyllfarbstoff auffallend grössere Empfindlichkeit des Hypochlorins gegen Lichtwirkung sehr scharf in denjenigen Zellen aus, die der unmittelbar insolirten Stelle zunächst gelegen sind. In dem Präparat Fig. 10 lag das Stück des Gewebes b—b vollständig im Sonnenbild, das Stück c wurde nur vom Sonnenbilde gestreift und erlag daher nur der Wirkung des Randes und der Zerstreuungskreise, das Stück d endlich lag ganz ausserhalb der Wirkung des Sonnenbildes.

Dem entsprechend ist nun die Zerstörung des Hypochlorins und des Chlorophyllfarbstoffes in den Zellen b—b eine totale und in den Zellen c nur eine partielle. Hier aber ist es zugleich unverkennbar, dass das Hypochlorin stärker gelitten hat, als der Farbstoff und oft gänzlich verschwunden ist, wo dieser mehr oder weniger erhalten blieb. In den vom Centrum der Lichtwirkung entfernten Zellen des Stückes d tritt dann das normale Verhältniss zwischen Chlorophyllfarbstoff und Hypochlorin in dem Gewebe zu Tage.

4. Das Protoplasma der Zelle und ihr Turgor im intensiven Licht.

Der Turgor der vom intensiven Lichte getroffenen Zelle schwindet unter der Einwirkung des Lichtes. Bei den grosszelligen Algenfäden fällt dies sofort ins Auge, denn die vorher senkrechten Zwischenwände zwischen den belichteten und nicht belichteten Zellen wölben sich erheblich in die ersteren hinein (Fig. 1, 2 Taf. XI.; Fig. 8 Taf. XIII. u. s. w.). Die Spannung in den belichteten Zellen hält nicht mehr der Spannung der nicht belichteten Zellen das Gleichgewicht und die Ursache liegt offenbar in der grösseren Durchlässigkeit für den Zellsaft, welche der protoplasmatische Wandbeleg der belichteten Zellen unter dem Einflusse des Lichtes gewinnt.

Dass seine Permeabilität steigt, zeigt die Verringerung seines Filtrationswiderstandes bei Versuchen mit Farbstofflösungen, die in gesunde Zellen nicht eindringen.

Legt man z. B. einen Spirogyra-Faden mit einigen ganz oder halb im Licht entfärbten Zellen in eine wässerige Lösung von Anilinblau, so dringt der Farbstoff sofort ohne Hinderniss in die belichteten Zellen ein (Fig. 8 Taf. XIII.), während die nicht belichteten bekanntlich noch nach Tagen ungefärbt bleiben.

Ebenso bei den belichteten Nitella-Schläuchen.[1]) Hier dringt der Farbstoff häufig in deutlich ausgesprochener Weise durch die unmittelbar belichtete Stelle früher und leichter ein, als durch den nicht belichteten Theil des Schlauches.

Es ist nun wichtig, zu constatiren, dass diese grössere Permeabilität mit einer nachweisbaren Veränderung des wandständigen Protoplasma in seiner Structur und seiner Masse verknüpft ist.

Zunächst hat die Substanz desselben, wie man sofort erkennt, unter dem Einflusse des Lichtes ihre Contractilität beträchtlich eingebüsst.

Der sogenannte Primordialschlauch kommt in den belichteten Zellen nicht mehr zu Stande, d. h. um es sachlich richtiger auszudrücken, das wandständige Protoplasma gelangt in ihnen nicht mehr ordentlich zur Contraction, wenn man z. B. einen Spirogyra-Faden nach Belichtung einiger Zellen mit plasmolytischen Reagentien behandelt.

Der Unterschied in der Contraction der belichteten und der nicht belichteten Zellen ist immer vorhanden und deutlich ausgeprägt, wenn auch nicht immer so auffallend und so stark wie in den Fäden Fig. 9 und 10 Taf. XIII. Diese sind, was hier beiläufig noch erwähnt sein mag, nach der Beleuchtung mit einer Lösung von Jod in Jodkalium behandelt.

Andere Reagentien, die den Inhalt zur Contraction bringen,

---

1) Die Schläuche, oder Zellen der Nitellen eignen sich sehr vorzüglich für Versuche mit Farbstofflösungen. Die wässerigen Anilinlösungen bleiben für die Schläuche längere Zeit ganz unschädlich. Diese können wenigstens mehrere Tage in der Lösung — in Präparaten z. B. ganz von ihr bedeckt — liegen, ohne einen wesentlichen Schaden zu erleiden. Sie bleiben nicht nur gesund und zeigen ihren Inhalt in normaler Anordnung und Farbe enthalten, sondern auch ihre Circulation geht ungestört und kräftig fort. Hierbei tingirt sich aber die Zellwand tief, indem sie nach und nach bedeutende Mengen von Anilin aufspeichert. Man sieht dann die gefärbten Schläuche mit normalem Inhalt, sieht durch die tief blau gefärbte Zellwand hindurch die rein grün gebliebenen Chlorophyllkörper und die ungestörte Bewegung des ungefärbten Kreisstromes. Ein interessantes Beispiel der Differenz der Permeabilität für Farbstoffe zwischen Zellwand und Protoplasma, welches für Demonstrationszwecke brauchbar ist. Aehnliche Demonstrationsobjecte lassen sich übrigens auch von Haaren, deren Zellen die Bewegung des Inhalts zeigen, leicht gewinnen.

elbe, und es hängt nur von der Intensität und der Dauer u htwirkung, sowie anderseits von der Mächtigkeit des wand- en Protoplasma ab, ob dasselbe unter dem Einflusse des Lichtes r oder weniger von seiner Contractilität einbüsst.

Aeusserst scharf prägt sich dies Verhältniss wiederum bei dem le der Nitella-Zellen durch Licht aus, indem bei diesen längeren die Differenzen der Contractilität zwischen belichteten und nicht belichteten Stellen innerhalb ein und derselben Zelle zur Erscheinung gelangen.

Die Contraction r in lge des eintretenden Todes, und nach kräftiger Beleucht sogleich, überall in der Zelle, soweit sie nicht insolirt wurde und e daher noch grün ist, und zwar geschieht dies in der g en bekannten Weise, indem das Protoplasma sich zuerst von der Wand zurückzieht (Fig. 3 Taf. XII.) und später zusammenfällt.

Nur an der belichteten Stelle des Schlauches bleibt die Contraction vollständig oder nahezu vollständig aus.

Gewöhnlich ist das Verhältniss bedeutend stärker ausgeprägt, als in dem gezeichneten Falle, der nur den Beginn der Ablösung im grünen Theile darstellt. Die Reste des durch das Licht veränderten Protoplasma mit den in ihnen eingebetteten Gerüsten der Chlorophyllkörper kann man an der belichteten Stelle noch nach Monaten in ihrer Wandlage wiederfinden.

Offenbar findet hier, wie man sieht, an der belichteten Stelle eine partielle Zerstörung des Protoplasma statt, die seine Contractionsfähigkeit vermindert oder aufhebt, und dieser Umstand weist daher eine unmittelbare Veränderung des wandständigen Protoplasma durch das Licht nach.

Wenn wir uns aber erinnern, dass diese Wirkung des intensiven Lichtes nur bei Gegenwart von Sauerstoff eintritt, so wird klar, dass unter dem Einflusse des Lichtes Bestandtheile des wandständigen Protoplasma unmittelbar mit dem Sauerstoff der Luft zusammentreten und mit demselben verbrennen müssen, und dass in Folge dieser Verbrennung jene Veränderung oder Verminderung seiner Substanz eintritt, durch welche seine Contractionsfähigheit aufgehoben wird.

In geeigneten Fällen gelingt es nun, den Substanzverlust im

wandständigen Protoplasma, der durch seine Oxydation und Verbrennung im Lichte erfolgt, direct sichtbar zu machen.

Behandelt man nämlich Spirogyrafäden — namentlich einspirige, die keine zu mächtig entwickelte Hautschicht besitzen dürfen —, nachdem einige Zellen des Fadens vorher kräftig belichtet worden sind, nachher mit Reagentien, welche das Protoplasma tief färben, besonders mit Jodlösungen, so findet man (Fig. 3, 4, 10 Taf. XIII.) einen bald mehr, bald weniger auffallenden und bemerkbaren Unterschied zwischen der contrahirten Hautschicht der belichteten (c d in den Figuren) und der nicht belichteten Zellen.

Das zusammengefallene, vorher wandständige Protoplasma der nicht belichteten Zellen bildet auch hier, wie überhaupt in allen Pflanzenzellen nach seiner Contraction zum Plasmaschlauche gar keine continuirliche homogene Schicht[1]), sondern ein contrahirtes Plasmodiennetz, in welchem eingelagerte dichtere Körnchen- oder tropfenartige Bildungen sich von einer gleichmässigen Grundlage abheben. Diese Körperchen sind es, welche vorzugsweise von dem aufgespeicherten Jod tief gefärbt erscheinen. War das wandständige Protoplasma mächtig entwickelt, so sind sie äusserst zahlreich vorhanden (a b e Fig. 3, 4 Taf. XIII.). Bei armen plasmatischen Wandüberzügen dagegen treten sie nur spärlich, oft in verschwindender Menge auf (Fig. 10 Taf. XIII.). Ihre Anzahl hängt nicht nur von Entwickelungszuständen der Zelle, sondern auch von Artunterschieden der Fäden ab.

In den belichteten Zellen (c d Fig. 3, 4 Taf. XIII.) kann man nun in vielen Fällen nach der Belichtung mit Entschiedenheit eine unzweifelhafte Abnahme ihrer Anzahl constatiren. Ich zweifle daher nicht, in diesen Bildungen jene Substanzen zu erkennen, welche im Lichte begierig Sauerstoff aufnehmen, mit demselben verbrennen und den Substanzverlust des wandständigen Protoplasma herbeiführen, der seine Contractionsunfähigkeit durch Belichtung nach sich zieht.

Ich bemerke jedoch, dass bei sehr reichen, und wiederum bei sehr armen Wandüberzügen der sichere Nachweis ihrer Verminderung oft schwer wird und nur durch eine sehr genaue Vergleichung der belichteten und nicht belichteten Zellen möglich ist. Doch wird

1) Wie ich dies schon 1854 in meinen „Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle" (S. 10 u. f.) nachgewiesen habe.

man anderseits bei einiger Geduld und Ausdauer Beispiele genug finden, die über die Thatsache selbst keinen Zweifel lassen.

Anderweitige auffallende Veränderungen, die im Protoplasma der Zelle nach der Insolation zur Erscheinung kommen, habe ich bei den Insolationsversuchen mit Spirogyren und Nitellen schon mehrfach erwähnt. So bei den Spirogyren die Deplacirung des Cytoblasten und die blasige Anschwellung des Centralplasma, verbunden theilweise mit körnigen Gerinnungen ihrer Substanz und hier und da auch mit eintretenden Verfärbungen derselben (Taf. XI Fig. 1, 3, 6, 7), ferner das Zerreissen und die knotigen Anschwellungen der Plasmastränge (Taf. XI. Fig. 9, 10). Bei den Nitellen auch die auffallende Ansammlung von strömenden Protoplasmamassen an dem Orte der Beleuchtung u. a. m.

Viele dieser Veränderungen fallen zweifellos mit allgemeinen äusseren Todeserscheinungen des Protoplasma zusammen und treten in ähnlicher Weise auch bei anderen Todesursachen, so beim Tode durch Wärme oder durch Electricität auf. Es lassen sich unter diesen die specifisch chemischen Wirkungen des Lichtes kaum, oder nur schwer gesondert unterscheiden.

Unter den hierher gehörigen Phänomenen, die im Protoplasma beobachtet werden können, muss ich hier jedoch noch kurz die Lichtstarre des Protoplasma erwähnen, oder die vorübergehende Sistirung seiner Bewegung, wenn die Insolation kurz vor [illegible] des [illegible] unterbrochen wird.

Sie kann bei allen Arten der Bewegung, die man im Protoplasma unterscheiden wollte, beobachtet werden, so z. B. bei der Körnchenbewegung in den Wandströmen zwischen den Spirogyrabändern, ferner an den Protoplasmaströmen in den Zellen der Staubfadenhaare der Tradescantien und bei der Circulation der Nitellen.

Unterbricht man die Insolation rechtzeitig in dem Augenblicke, wenn die Bewegung eben aufhört, so kann man sie in vielen Fällen in ganz normaler Weise früher oder später zurückkehren sehen.

Ich bemerke hier noch, dass das Stadium der Lichtstarre in den Zellen der Staubfadenhaare von Tradescantia [illegible] und auch bei geeigneter [illegible] Nitella-Zellen schon [illegible] lange bevor die Farbe dieser Zellen vollständig zerstört ist.

[illegible] man aber die Bewegungserscheinungen im Protoplasma und das Aufhören derselben bei der intensiven Beleuchtung im

meinen Versuchen aufmerksam, und namentlich genau in dem Stadium vor Beginn der Lichtstarre, so ist es leicht, sich zu überzeugen, dass das Licht an dem Orte, wo es im Protoplasma wirkt, geradezu ein Hinderniss für die Bewegung schafft, eine Thatsache, die ja leicht verständlich wird durch die allmälige Veränderung, welche das Protoplasma, wie ich eben nachwies, im Lichte in seiner Substanz erfährt.

Sobald die Lichtwirkung längere Zeit angedauert hat, sieht man daher z. B. bei Nitellen die Bewegung an der belichteten Stelle verlangsamt werden. Es entstehen dann hin und wieder, wie ich bereits S. 334 beschrieben habe, in Folge der localen Insolation — namentlich leicht bei längeren Schläuchen, die irgendwo in der Mitte insolirt werden — weil der Strom die belichtete Stelle nicht mehr passiren kann, in einem Schlauche zwei gesonderte Strombahnen, die, jede für sich, vor der belichteten Stelle umkehrend, zu einem geschlossenen Kreise wird. Vorher schon sieht man das strömende Protoplasma sich in grösseren, oft streifigen Massen nach und nach in Folge der Verlangsamung der Bewegung an der belichteten Stelle ansammeln.

Auf diese grössere Unwegsamkeit des Protoplasma, die unter dem Einflusse höherer Lichtintensitäten an den belichteten Stellen erzeugt wird, sind, wie ich meine, in einfacher Weise die Bewegungserscheinungen im Inneren der Zellen bei wechselnden Beleuchtungsintensitäten zurückzuführen.

Wenn das Protoplasma, wie oft beobachtet, sich an beleuchteten Stellen ansammelt, so liegt der Grund nicht, wie wohl missverständlich behauptet wurde, darin, dass das Protoplasma gleichsam vom Lichte angezogen wird, sondern darin, dass bei gewissen Intensitäten die Bewegung an der beleuchteten Stelle verlangsamt ist. Ebenso aber erklärt sich gerade auch das entgegengesetzte Verhalten, die Ansammlung des Protaplasma an beschatteten Stellen, durch die eingetretene Unwegsamkeit der belichteten, die das Protoplasma in andere Bahnen zwingt. Die Anordnung der beweglichen Massen in der Zelle zeigt nur den relativen Beweglichkeitszustand im Protoplasma an den verschiedenen, heller und dunkler beleuchteten, Stellen an entsprechend den durch das Licht beeinflussten Oxydationen seiner Substanz.

5. Die Membran der Zelle im intensiven Licht.

Die Zellwand der insolirten Zellen zeigt nach der Insolation keine bedeutend auffallenden Veränderungen ihrer Eigenschaften. Hin und wieder habe ich an zarteren Spirogyren geringe Quellungserscheinungen wahrgenommen, die aber nicht immer zur Anschauung kommen.

Dagegen muss ich hier noch eine auffallende Erscheinung erwähnen, die regelmässig beobachtet werden kann und die auf plötzliche Spannungsänderungen hindeutet, die höchstwahrscheinlich unter der Einwirkung des Lichtes in den Zellwandschichten eintreten.

Werden zartere Species von Spirogyren, z. B. Formen der Spirogyra Weberi oder Mesocarpus-Arten belichtet, so lösen sich, wenn die Insolation bis zum Tode der Zelle fortgeführt ist, die insolirten Zellen meist sogleich aus dem Verbande der übrigen Zellen des Fadens.

Der vorher gerade Faden knickt zuerst, wie es die Fig. 10, 11 Taf. XV. zeigen, an einer oder mehreren Zellengrenzen im Belichtungskreise ein und später trennen sich die einzelnen Zellen mehr oder weniger völlig von einander.

Bei den Formen der Spirogyra Weberi schlagen sich alsdann die bekannten Falten der Querwände, in Folge der aufgehobenen Widerstände, nach aussen.

Die früher erwähnten Veränderungen im Turgor der belichteten Zellen und ihre etwaigen Verkürzungen scheinen mir nicht im Zusammenhange mit dieser Aufhebung des Zellverbandes zu stehen. Abgesehen davon, dass ich bei wiederholten sorgsamen Bestimmungen keine messbaren Verkürzungen an den belichteten Zellen nachzuweisen vermochte — selbstverständlich keine Verlängerungen — wäre es an sich kaum vorauszusetzen, dass die blosse Veränderung im Längendurchmesser der belichteten Zellen ihre Loslösung aus dem Verbande im Faden bewirken sollte.

Dagegen glaube ich in manchen Fällen mit dem Einknicken zugleich eine Drehung des Fadens im Lichte beobachtet zu haben. Es wäre daher möglich, dass entstehende Ungleichheiten in der Spannung der Cuticular- und der inneren Membran-Schichten der be-

lichteten Zellen ihre Drehung und in Folge davon ihr Losreissen bewirken könnten.

Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass chemische Veränderungen der Membran an den Zellengrenzen mitwirken könnten. Eingehender habe ich den Vorgang bisher noch nicht weiter verfolgt.

IV. Die Athmung der grünen Gewebe im Licht und die Function des Chlorophyllfarbstoffes.

Die bisher mitgetheilten Untersuchungen über Lichtwirkung heben nach meiner Ansicht den bestimmenden Einfluss hervor, den die Grösse der Sauerstoff-Aufnahme auf die Assimilation der Chlorophyllkörper gewinnen muss, und hieraus folgt dann unmittelbar schon der physiologische Werth der grünen Farbe für die assimilirenden Organe, selbst wenn man jede Annahme einer directen Beziehung des Farbstoffes zur Kohlensäure-Zersetzung fallen lässt.

Die massgebende Grundlage der Vorstellung, von welcher ich hierbei ausgehe, bildet für mich die unzweifelhafte Thatsache, dass die leuchtenden Strahlen eine nachweisbare Wirkung auf das scheinbar farblose Protoplasma der Zelle, namentlich auf die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper und auf gewisse Einschlüsse derselben ausüben. Ferner die Thatsache, dass diese Wirkung vom Sauerstoff abhängig ist.

Die Zerstörung der Zelle im intensiven Lichte bei Gegenwart von Sauerstoff, ihre relative Immunität bei Ausschluss desselben lassen nur die Auffassung zu, dass die schädlichen Wirkungen des Lichtes in der gesteigerten Verbrennung oder Oxydation der zum Leben nöthigen Zellenbestandtheile bestehen.

Es kann hierbei zunächst unentschieden bleiben, ob nur die Affinität derjenigen Inhaltskörper der Zelle zum Sauerstoff gesteigert wird, die auch bei der Athmung im Finstern den Sauerstoff aufnehmen, oder ob im Licht auch solche Bestandtheile verbrennen, die unter den gewöhnlichen Verhältnissen, die im Finstern obwalten, nicht oxydirt werden. Jedenfalls ist es gewiss, dass die Athmungs-

grösse der **grünen** Zellen, d. h. die Grösse ihrer Sauerstoff-Aufnahme, mit zunehmender Lichtintensität wächst und bei hoher Intensität sogar bis zur Zerstörung der Zelle gesteigert werden kann. Ebenso ist es gewiss, dass die Lichtwirkung den **Inhalt direct** trifft und nicht etwa durch die grüne Farbe vermittelt wird.

Dies Letztere bedarf noch einer kurzen Erörterung.

Der Grad der Empfindlichkeit der Gewebe verschiedener Pflanzen gegen Licht zeigt nämlich bedeutende Unterschiede, die meist leicht auf die anatomische Beschaffenheit des Inhaltes und auf die Dimensionen der beliel[illegible]n Z[illegible] werden können. Am bemerkenswerthe[illegible] nun der grosse Unterschied in der Lic[illegible] **nicht** grüner Gewebe. Die ersteren [illegible] es [illegible]t, [illegible] l[illegible]g empfindlicher gegen Licht, nicht [illegible] als [illegible]se, [illegible]ls andersfarbige, nicht grüne Gewebe.

So ist es, um nur einige [illegible]iele zu nennen, schwerer, Lichtstarre und Lichttod in den blauen und farblosen Zellen der Filamenthaare der Tradescantien, oder in den Schläuchen, Sporangien und Oogonien von Saprolegnien zu erzeugen, als in den grösseren Zellen der Spirogyren und Nitellen, oder als in den Blattzellen von Mnium und Vallisneria.

Frägt man nun nach der Ursache dieser Erscheinung, so läge es nahe, sie in der grünen Farbe des Zellinhaltes zu suchen, die ja schon das äussere Kennzeichen dieser empfindlicheren Gewebe bildet. Diese Auffassung würde auch gut übereinstimmen mit den gegenwärtigen Vorstellungen über die Beziehungen der Farbe zur Lichtwirkung bei der Assimilation.

Wie man bei der Assimilation den Sitz der Lichtwirkung in den Chlorophyllfarbstoff verlegt, so könnte man geneigt sein, anzunehmen, dass die Zerstörung des Inhaltes der grünen Zelle im intensiven Lichte gleichfalls vom Farbstoff ausgehe, und durch dessen Lichtabsorptionen vermittelt werde.

Es wäre ja denkbar, dass der übrige Zellinhalt gar nicht lichtempfindlich sei, sondern nur secundär in die Zerstörung des Farbstoffes hineingezogen wird. Es ist daher wichtig, dies zu entscheiden.

Nun finden sich zwar schon in den mitgetheilten Versuchen Thatsachen genug, welche eine solche Annahme unwahrscheinlich

machen und widerlegen müssen. So die Unwirksamkeit des rothen Sonnenbildes trotz der starken Absorptionen seiner Farbe im Chlorophyll, ferner die directen Wirkungen auf das scheinbar farblose Protoplasma der Zelle, dessen Veränderungen in der Lichtstarre, ebenso wie seine Zerstörungen im wandständigen Protoplasma, schon als unmittelbare Lichteffecte zur Erscheinung kommen, und endlich die unleugbar vorhandenen Lichtwirkungen auf nicht grüne Gewebe.

Ich will aber doch hier noch besonders hervorheben, dass es durch geeignete Versuche an grünen Zellen gelingt, sich noch direct davon zu überzeugen, dass der Chlorophyllfarbstoff bei der Zerstörung im Lichte gar nicht nothwendig mitwirken muss. Man kann nämlich grüne Zellen ebenso leicht im Lichte zerstören, wenn man bei ihrer Insolation das Sonnenbild auf eine Stelle an ihnen richtet, die von Chlorophyllkörpern ganz entblösst ist.

Solche Versuche können natürlich nur an solchen Zellen angestellt werden, deren Wandungen nicht durchweg mit Chlorophyllkörpern bedeckt sind, und hierzu eignen sich z B. Vorkeime und Zweigvorkeime von Charen.[1]) Man kann sich aber zu diesen Versuchen brauchbare grüne Zellen mit einer n a c k t e n, von Chlorophyllkörpern entblössten Stelle, jeder Zeit künstlich, in der Seite 333 beschriebenen Weise, durch Insolation herstellen, wenn man längere grüne Zellen — z. B. Nitella-Zellen — an einer beschränkten Stelle insolirt, und die Insolation unterbricht, bevor noch die Beweglichkeit der Chlorophyllkörper geschwunden ist.

Wie bereits an einer früheren Stelle mitgetheilt wurde, bleiben die Zellen in diesem veränderten Zustande (Fig. 4 a, 5, Taf. XII.) völlig ungestört leben, ohne einen nachhaltigen Schaden in ihrer Vitalität erlitten zu haben. Werden sie dann später an der n a c k t e n Stelle insolirt, so sieht man in ihnen die bereits mehrfach beschriebenen Wirkungen und Zerstörungen des Lichtes ebenso gut

---

1) Es ist nicht schwer, sich diese Zweigvorkeime zu verschaffen, da sie, wie ich früher einmal gezeigt habe — Jahrbücher für wiss. Bot. Bd. III. p. 303 ff. — bei geeigneter Cultur leicht entstehen Sie entstehen übrigens nicht bloss an eigentlichen Charen, sondern auch an Nitellen. Im vergangenen Frühjahre habe ich sie an Nitella capitata an abgeschnittenen Sprosstücken in grösserer Anzahl beobachtet.

und sogar verhältnissmässig rascher eintreten, als wenn die Insolation an einer vom Chlorophyll gedeckten Stelle gewirkt hätte.

Diese Versuche zeigen daher, dass die Zerstörungen durch Licht auch in der grünen Zelle von der Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes unabhängige Lichteffecte sind, die nicht durch die Absorptionen im Chlorophyllfarbstoff vermittelt werden. Sie kommen vielmehr augenscheinlich durch die Absorptionen derjenigen leuchtenden Strahlen zu Stande, welche im sogenannten farblosen Protoplasma erfolgen, die aber, weil sie gleichmässig das Spectrum betreffen, nicht eine bestimmte, deutlich unterscheidbare Farbe des Protoplasma hervorrufen, sondern nur die allgemeine Verdunkelung desselben bewirken, die am Protoplasma jeder Zelle beobachtet wird. Es sind dies, wie die Versuche mit den farbigen Sonnenbildern noch zeigen, Absorptionen aller leuchtenden Regionen des Spectrums mit alleiniger Ausnahme vielleicht des äussersten Roths bis nahe zur Wellenlänge 0,00061 mm.

Ferner lehren noch diese Versuche, ganz im Gegensatze zu der verbreiteten Auffassung, aber in voller Uebereinstimmung mit allen übrigen Erfahrungen im intensiven Licht, dass der Chlorophyllfarbstoff dort, wo er unmittelbar vorhanden ist, die Lichtwirkung auf die in seinem Schatten befindlichen Zellenbestandtheile nicht verstärkt, sondern vermindert.

Diese Wirkung des Farbstoffes ist an sich so selbstverständlich und nothwendig, dass sie gar keiner weiteren Auseinandersetzung und besonderen Hervorhebung bedürfte. Sie scheint aber doch nöthig, wenn man bedenkt, dass diese unzeifelhafte Function des Chlorophyllfarbstoffs, ausserdem noch die einzige, die er nach unseren gegenwärtigen Kenntnissen nachweislich ausübt, bei der Beurtheilung der physiologischen Bedeutung der grünen Farbe im Respirationsvorgange der Gewächse bisher gar keine Berücksichtigung erfahren hat.

Unter den Spirogyren sind gerade diejenigen am empfindlichsten gegen Licht, deren Chlorophyllbänder schwach gefärbt und in weiten Windungen auseinandergezogen sind. Je enger die Windungen, je tiefer ihre Farbe, nicht desto kräftiger ist die Lichtwirkung auf die Zelle — wie dies doch wohl sein müsste, wenn der Chlorophyllfarbstoff die Wirkung auf den Zellinhalt übertrüge — sondern desto immuner zeigt sich die Zelle gegen das Licht. Die Unterschiede in



dieser Beziehung sind auch an den Formen ein und derselben Species bei den Spirogyren in hohem Grade auffallend.

Ebenso macht sich der Einfluss der Vertheilung und Ansammlung des Chlorophylls in allen grünen Zellen durch die bedeutende Verzögerung der Wirkung bei allen im Schatten von Chlorophyllmassen gelegenen Theilen geltend. In jeder grünen Zellen kommen im intensiven Licht, wo immer Chlorophyllmassen sich decken, so z. B. in den Zellen c d Fig. 2 Taf. XI., die Verspätungen der Wirkung im Schatten des Chlorophylls zur augenfälligen Beobachtung.

Bezeichnend für die Wirkungsweise des Chlorophyllfarbstoffes und für die Richtung, in welcher man seine Function in der Pflanze zu suchen hat, ist ferner der Umstand, dass derselbe gegen Lichtwirkung weniger empfindlich ist, als die anderen lichtempfindlichen Bestandtheile der Zelle. Und zwar scheint dies, wie die Versuche in den rothen Sonnenbildern zeigen, nicht blos in Bezug auf die Intensität des wirksamen Lichtes Geltung zu haben, sondern auch in Bezug auf die Breite des wirksamen Theiles im Spectrum.

Ich habe dies ausführlicher schon in dem Abschnitte über Lichtwirkung besprochen und wiederhole daher hier nur kurz, dass die Zerstörung des Protoplasma und sogar der Tod in den grünen Zellen früher erfolgt, als die Zerstörung des Farbstoffes beendet ist. Dies gilt auch für nicht grüne Zellenfarbstoffe.

Auch die blauen Zellen der Filamenthaare von Tradescantia virginica werden früher getödtet, als sie völlig entfärbt sind.

Bei den Spirogyren tritt Lichtstarre und Lichttod früher ein, als gänzliche Entfärbung der Bänder. Bei den Nitellen darf man die Länge der Zelle nicht ausser Acht lassen, da ja die Wirkung des Lichtes auf den vorüberströmenden Zellinhalt nur eine unterbrochene ist. Aber man wird auch hier bald finden, dass Schläuche, deren Länge den Durchmesser des Sonnenbildes um das Sechs- bis Zehnfache übertrifft, noch früher getödtet, als an der belichteten Stelle entfärbt werden.

Doch nicht in allen Fällen ist dies relative Verhältniss der Empfindlichkeit zwischen Farbstoff und Zellinhalt so leicht zu constatiren, wie bei Spirogyren, Tradescantien und Nitellen, denn die Todeserscheinungen sind nicht immer von so leicht auffallenden Veränderungen im Protoplasma begleitet, wie z. B. von Deplacirung

des Cytoblasten oder von auffallender Sistirung der Körnchenbewegung und Circulation, während die geringsten Veränderungen in der Farbe dem Beobachter sofort auffallen.

Am entschiedensten ist die Differenz der Empfindlichkeit ausgesprochen zwischen dem Chlorophyllfarbstoff und seinem Träger, der Grundsubstanz mit ihren Einschlüssen.

Es ist, wie ich bereits ausführlich dargelegt habe, leicht nachweisbar, dass das Hypochlorin unter dem Einflusse des intensiven Lichtes rascher und leichter zerstört wird, als der Chlorophyllfarbstoff und dass ebenso das Grundgerüste der Chlorophyllkörper, man kann fast sagen, nach momentaner Wirkung intensiven Lichtes bereits alle vitalen Eigenschaften einbüsst, während der Chlorophyllkörper sich in Farbe und Gestalt noch unverändert zeigt.

Wenn daher die grünen Gewebe sich gegen Lichtwirkung empfindlicher zeigen, als nicht grüne, so liegt die Ursache dieser Erscheinung keineswegs in der Farbe, sondern in dem Vorhandensein der leicht oxydirbaren Assimilationsproducte, die in den Chlorophyllkörpern der grünen Gewebe entstehen und sich von diesen aus auch im Protoplasma verbreiten.

Fassen wir das Gesagte kurz zusammen, so erscheint die Wirkung auf den Farbstoff als das nebensächliche Phänomen, das Wesentliche sind die bei weitem kräftigeren Zerstörungen, welche die Grundsubstanz der Chlorophyllkörper und ihre Einschlüsse erleiden.

Der Chlorophyllkörper stellt sich dann als eine mit grünem Schirm versehene äusserst lichtempfindliche Platte dar. Die in seinem Inneren vom Licht angeregten Processe sind aber nicht bloss Reductionen, sondern auch Oxydationen und gerade für die letzteren, für die Condensation und Uebertragung des Sauerstoffes sind die Chlorophyllkörper vermöge ihres schwammförmigen Baues und ihres Gehaltes an leicht verharzenden Substanzen, Oel und Hypochlorin, besonders günstig angepasst.

Dem grünen Farbstoff endlich fällt aber in den Oxydationsvorgängen des Inhaltes keine andere nachweisbare Function zu, als die durch seine Farbe physikalisch gebotene, wie sie in jedem Versuch und bei jeder Beobachtung zur Erscheinung gelangt. Sie besteht in der Verringerung der Lichtintensität und der dadurch hervorgerufenen Herabsetzung der Sauerstoffwirkung auf die Zelle.

Dieser Schutz gegen Verbrennung, den der Farbstoff der Zelle im Lichte gewährt, reicht allerdings bei meinen Versuchen im concentrirten Sonnenlicht nicht mehr aus, denn bei so hohen Intensitäten wird ja sogar der Farbstoff selbst völlig zerstört, allein auch hier wird derselbe noch an jeder sich kreuzenden Windung eines Spirogyrabandes bemerkbar und ebenso an jedem einzelnen Chlorophyllkorn, welches sich im Schatten eines anderen befindet. Abgesehen nun von der theoretisch minder wichtigen Frage, wie weit der Schutz der Farbe unter den natürlichen Verhältnissen, unter denen die Pflanzen existiren, bei der eigenen Gefährdung des Farbstoffes im Lichte noch ausreicht, ist es dagegen von entscheidender Bedeutung für die ganze Auffassung des Pflanzenlebens im Lichte, sich klar zu machen, worin dieser Schutz unter den normalen Bedingungen der Vegetation wesentlich besteht. Es handelt sich hier nicht um einen Schutz gegen eine imminente Lebensgefahr der Zelle, denn eine solche scheint bei den auf unserer Erde wirksamen Lichtintensitäten kaum irgendwo, oder doch nur ausnahmsweise einzutreten, sondern nur um einen Schutz für die im Chlorophyllkörper entstehenden Assimilationsproducte und um die Verhinderung ihrer zu raschen Verzehrung im Tageslichte.

Nothwendig muss nach den Ausführungen, die ich gegeben habe, die Athmungsgrösse der grünen Gewebe im Tageslichte mit steigender Helligkeit zunehmen, während die Beobachtungen offenbar darauf hinweisen, dass die Assimilation zwar im Lichte rasch ansteigt, aber schon bei mittleren Tageshelligkeiten nahezu ihr Maximum erreicht.

Unter der Voraussetzung, die wir hier einmal zulassen wollen, dass die grünen Gewebe ohne Chlorophyllfarbstoff functioniren würden, würde daher, wie es die Fig. 6 Taf. XXVI. schematisch zeigt, die Athmung bei allen Intensitäten des Tageslichtes und namentlich bei grösserer Tageshelligkeit die Assimilation bedeutend übertreffen. Es würde daher auch bei ununterbrochener Kohlensäure-Zersetzung doch eine Ansammlung von Kohlenstoff in der Pflanze ganz unmöglich sein. —

Das Auftreten des Farbstoffes ändert dies Verhältniss zu Gunsten der Kohlenstoff-Ansammlung.

Die Sauerstoff-Aufnahme wächst, wie ich gezeigt habe, im Spec-

trum in der brechbareren Hälfte desselben. Gerade dieser Theil wird aber vorzugsweise vom Chlorophyllfarbstoff verschluckt und zwar proportional der Intensität der Beleuchtung. Schon eine einfache Lage von Chlorophyllkörnern in der Zelle absorbirt im diffusen Tageslicht das ganze Blau bis zur Linie F je nach Tiefe ihrer Färbung mehr oder weniger stark (Spectrum β Taf. XXVI.). Im directen Sonnenlichte geht dagegen noch ein erheblicher Theil von diesem Blau hindurch. Dementsprechend muss die Athmungsgrösse der grünen Gewächse im Tageslichte in Folge ihrer Farbe und entsprechend der Tiefe derselben bedeutend abnehmen. Sie sinkt aber, und dies ist wohl zu beachten, nicht bloss durch die allgemeine Schwächung der Beleuchtung, welche das ganze Spectrum trifft, sondern namentlich durch die auswählenden Absorptionen der für die Athmung wirksamsten, brechbarsten Strahlen, die ja für den Chlorophyllfarbstoff vorzugsweise charakteristisch sind.

Die Athmungscurve der grünen Gewächse (cf. Fig. 6 Taf. XXVI.) sinkt hierdurch für alle höheren Lichtintensitäten unter die Assimilationscurve herab. Denn die Assimilation wird von der Schwächung der Lichtintensität durch den Farbstoff nur wenig beeinträchtigt. Deshalb nicht, weil sie schon bei mittleren Intensitäten des Tageslichtes nahezu ihr Maximum erreicht, mehr aber noch, weil die Wegnahme der blauen Strahlen durch den Farbstoff für die Kohlensäurezersetzung von geringerer Wirkung ist.

Im Gesammt-Effect des Tageslichtes bedeutet daher das Auftreten des Chlorophyllfarbstoffes schon durch die blosse Schwächung der Athmung das Ueberwiegen der Assimilation und die Ansammlung kohlenstoffhaltiger Körper in der Pflanze und hierin eben, in der Herabsetzung der gesteigerten Athmung grüner Gewebe im Lichte, liegt, wie ich meine, der Werth der grünen Farbe für die Gewächse.

Es kann kaum auffallen, dass [illegible] den bisherigen analytischen Versuchen über Athmung die Steigerung im Tageslichte nur wenig [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] in [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] aus den verschie[illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] sind und aus [illegible] [illegible] [illegible] [illegible] nicht begreiflich.

In den grünen Organen wird bei den Intensitäten des Tageslichtes das Verhältniss durch die gleichzeitige Assimilation, die ja mit Ausnahme der allerniedrigsten Intensitäten immer überwiegt, nothwendig verdeckt. Trotz erhöhter Sauerstoff-Aufnahme kann daher nur eine Abgabe von Sauerstoff zur Beobachtung kommen. Man müsste die Assimilation unterdrücken oder, wie es eben in meinen Versuchen der Fall ist, Licht von höherer Intensität, als directes Sonnenlicht anwenden, wenn die Steigerung der Athmung durch Kohlensäure-Ansammlung im Versuchsraume zu Tage treten sollte.

Trotzdem giebt sich dieselbe in den Versuchen im directen Sonnenlicht schon in einigen Fällen deutlich zu erkennen. Nicht durch Kohlensäure-Ansammlung, aber durch Verminderung der Sauerstoff-Abgabe. Man hat dieselbe bereits mehrfach beobachtet, aber meiner Ansicht nach missverständlich erklärt. So hat neuerdings Famintzin[1]) geglaubt, darin den Beweis zu finden, dass die Kohlensäure-Zersetzung im Sonnenlicht abnehme und kleiner werde, als im hellen diffusen Tageslichte. Allerdings muss man ohne Berücksichtigung meiner Vorstellung zu einem solchen Schlusse gelangen, allein offenbar erklärt sich die Erscheinung nach meiner Auffassung, wie ich glaube in natürlicher Weise, so, wie es etwa das Schema veranschaulicht, aus der Annäherung beider Curven für Assimilation und Athmung in Folge der vermehrten Bindung von Sauerstoff durch die Pflanze im directen Sonnenlicht

In den nicht grünen Organen fehlen wieder die Inhaltsbestandtheile in den Zellen, welche den Sauerstoff im Lichte am begierigsten absorbiren; nämlich die leicht oxydirbaren Assimilationsproducte der Chlorophyllkörper. Dies ist ja der Grund, warum grüne Gewebe gegen Licht empfindlicher sind, als nicht grüne.

Man wird deshalb bei Versuchen mit nicht grünen Organen schon von vornherein eine bedeutende Vermehrung der Kohlensäure-Ansammlung nicht erwarten dürfen, zumal wenn es sich um Versuche im diffusen Tageslichte von nicht hoher Intensität handelt.

Dies gilt natürlich auch von phanerogamischen Schmarotzern, sofern sie chlorophyllfrei sind und ebenso von Pilzen.

Unter den wenigen Versuchen, die diese Frage direct berühren,

1) Melanges biologiques. Bulletin de l'Acad. impér. de St. Pétersbourg. Tom X. 1880.

sind nichtsdestoweniger schon einige, welche deutlich eine Vermehrung der Athmung im Lichte nachweisen. So z. B. die Versuche von Drude[1]) an Monotropa und die von Wolkoff und Mayer[2]) an keimenden Pflanzen.

Diese Letzteren wollen allerdings aus ihren Resultaten keine entscheidenden Schlüsse ziehen, da ihnen die gefundenen Differenzen zu klein erscheinen und sprechen sich schliesslich dahin aus, dass das Licht keinen erheblichen Einfluss auf die Athmung besitzen könne. Allein ich lege auf die von denselben gewonnenen Resultate in meinem Sinne d[illegible]n Werth, weil sie an den ungünstigsten Objecten [illegible]n sind, die meiner Ansicht nach zum Nachweis des Verhä[illegible]elches hier in Frage kommt, gewählt werden können.

Keimende Samen [illegible] grün[illegible]e erwachsener Pflanzen können keineswegs bei Vers[illegible]n Vorgang der Athmung in Bezug auf die bei der At[illegible]brauchten Stoffe einfach gleichgesetzt werden.

Bei der Athmung der ersteren gelangen Reservestoffe, wie Stärke, Fett u. s. w., wenn auch nach vorheriger Umwandlung durch den Stoffwechsel, also immer Umwandlungsproducte der Reservestoffe, zur Verbrennung, während diese Stoffe, wie es meine Versuche direct nachweisen, in der functionirenden grünen Zelle gar keinen Antheil an der Athmung nehmen, vielmehr hier, mindestens in überwiegendem Grade, die primären Assimilationsproducte selbst, oder deren unmittelbare Derivate zur Verathmung kommen. Es ist daher um so entscheidender für den Einfluss des Lichtes auf die Athmung, wenn auch unter diesen ungünstigeren Verhältnissen eine Vermehrung der Kohlensäure-Entwickelung wahrnehmbar wird.

V. Assimilation und Farbe.

Die Erfahrungen über Assimilation der Gewächse stehen mit der hier entwickelten Ansicht, wonach der Farbe nur ein indirecter,

1) Biologie der Monotropa Hipopitys, Göttingen 1873.
2) Landwirthschaftliche Jahrbücher 1874.

durch die Athmung vermittelter, Antheil an der Assimilation zukommt, nicht im Widerspruche, und lassen sich ohne Schwierigkeit mit den directen photochemischen Versuchen in Uebereinstimmung bringen, welche die Nichtbetheiligung des Farbstoffes an der Kohlensäure-Zerlegung darthuen.

Dies sollen nun die folgenden Erörterungen noch etwas näher auszuführen versuchen.

A. Die chemische Hypothese der Chlorophyllfunction.

Aus der allgemeinen Anschauung, dass der Chlorophyllfarbstoff im Assimilationsvorgange eine directe Rolle spielt, hat sich in neuerer Zeit die objective Vorstellung herausgebildet, dass derselbe mit seiner Substanz in den Process der Kohlensäure-Zersetzung hineingezogen, im physiologischen Vorgange der Assimilation fortwährend zersetzt und dann wieder neu gebildet wird.

In der That muss auch diese Vorstellung die nothwendige Grundlage jeder chemischen Hypothese über die Function des Farbstoffes bei der Assimilation bilden.

Sie setzt nicht nur voraus, dass der Farbstoff im Lichte und zwar im gewöhnlichen Tageslichte mittlerer Helligkeit zersetzt wird, sondern auch, dass diese Zersetzung unter Aneignung des von der zersetzten Kohlensäure herrührenden Kohlenstoffes erfolgt.

Die kohlenstoffreichen Bildungsproducte des Pflanzenkörpers sollen auf diesem Wege im Assimilationsvorgange aus dem Chlorophyllfarbstoff, als ihrer Muttersubstanz, hervorgehen.

Allein diese Vorstellung, so ansprechend sie auf den ersten Blick erscheinen mag, bewegt sich doch auf rein hypothetischem Boden, und steht mit den Resultaten meiner directen Versuche keineswegs in Uebereinstimmung.

Von Seiten der organischen Chemie, welche hier eingreifen müsste, ist der physiologischen Forschung noch keine massgebende Unterstützung geworden.

Genetisch sind die vorausgesetzten Beziehungen der kohlenstoffreichen Gruppen, die den Pflanzenkörper aufbauen, zum Chlorophyllfarbstoff nicht aufgeklärt, und selbst die Constitution des Farbstoffes ist trotz der neueren Arbeiten über die sogenannten Chlorophyll-

krystalle noch so gut wie unbekannt. Denn die rothen und grünen Krystalle, die man unter Umständen aus künstlichen Chlorophylllösungen gewinnen kann, sind, wie jede eingehendere Beobachtung und wie der Vergleich ihrer Spectra zeigt, keineswegs identisch mit jenen tief gesättigten grünen Tropfen, die ohne Lösungsmittel aus jedem Chlorophyllkorn hervortreten (man vergl. Seite 292) und die ganz in derselben Weise aus jeder künstlichen Chlorophylllösung nach Entfernung des Lösungsmittels wieder herausfallen.

In dieser Tropfenform findet sich jedesmal der normale Farbstoff bei seiner Gewinnung aus den Geweben wieder. Er erscheint hier noch gebunden an seinen natürlichen Träger in der Pflanze, mit welchem er nach seiner Abscheidung aus den Geweben an der Luft leicht verharzt und sich verändert. Im unveränderten Zustande ist er von diesem noch nicht getrennt worden.

An dieser Klippe scheitert zunächst jede chemische Betrachtung über eine mögliche genetische Beziehung zwischen dem Farbstoff und anderen Bestandtheilen des Zelleninhaltes und die Bildung von Kohlenhydraten aus dem Chlorophyll, die vorzugsweise und wiederholt zur Stütze der chemischen Hypothese herangezogen wurde, ist bekanntlich bisher nur an seiner hypothetischen Formel gelungen.

Von dem Standpunkte meiner rein physikalischen Theorie der Chlorophyllfunction erhält übrigens die Entstehungsweise des Chlorophyllfarbstoffes in der Pflanze und seine genetische Beziehung zu den allgemeinen näheren Bestandtheilen des Pflanzenkörpers nur eine mehr nebensächliche Bedeutung.

Ausführlichere Angaben über diese chemischen Hypothesen finden sich in den neueren Werken von Wiesner[1]) und Sachsse[2]).

Ich glaube hier den speziellen Nachweis der mangelhaften Begründung in den einzelnen diesbezüglichen Behauptungen übergehen zu dürfen, denn die Unhaltbarkeit der ganzen Vorstellung, wonach die Zerstörung des Chlorophylls im Lichte mit dem Processe der Kohlensäure-Zersetzung in der Pflanze zusammenhängen soll, folgt schon aus meinen Versuchen im intensiven Lichte.

Ganz abgesehen von der nirgends bewiesenen und an sich höchst

1) Die Entstehung des Chlorophylls. Wien 1877.
2) Die Chemie und Physiologie der Farbstoffe, Kohlenhydrate etc. Leipzig 1877.

unwahrscheinlichen und auch gegen jede Erfahrung streitenden Annahme, dass der Chlorophyllfarbstoff in der lebenden Zelle bei niedrigen mittleren Tageshelligkeiten zerstört wird, bei welchen doch die Assimilation eine mächtige ist, zeigen meine Versuche direct:

1. dass die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes auch in der lebenden Pflanzenzelle [1]) ein Oxydationsvorgang ist, der unabhängig von dem Vorhandensein der Kohlensäure und ihrer Spannung im Versuchsraume erfolgt (S. 340).
2. dass seine Zersetzung im Lichte nicht stattfindet in einem beliebig procentischen Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff, in welchem Assimilation und Zersetzung der Kohlensäure möglich ist (S. 347);
3. dass endlich die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Pflanze ein pathologischer Vorgang ist, und dass der einmal zerstörte Farbstoff nicht wieder regenerirt wird (S. 347).

Diese Thatsachen widerlegen, wie ich glaube, entschieden die Theorien der Chlorophyllfunction, die von einer Zersetzung des Farbstoffes im Reductionsprocesse ausgehen.

B. Ist die Farbe überhaupt eine nothwendige Bedingung für die Assimilation?

Wenn man nach dem soeben Mitgetheilten die Vorstellung aufgeben muss, dass der Chlorophyllfarbstoff in die Zersetzung der Kohlensäure chemisch hineingezogen wird, so ist es überhaupt schwer, sich eine Vorstellung von der Art zu machen, wie er den Process direct bewirken oder fördern soll. Auch ist niemals eine andere Vorstellung seiner directen Betheiligung ernstlich in Frage gekommen. Wenigstens hat Niemand versucht, sie in eine objectiv fassbare Form zu bringen.

Es bliebe nur noch übrig, wenn man den Farbstoff durchaus als eine nothwendige Bedingung für die Kohlensäure-Zersetzung ansehen will, anzunehmen, dass er die Lichtwirkung, die er empfängt, gleichsam als optischer Sensibilisator fortleitet, ohne selbst in den stofflichen Vorgang hineingezogen zu werden, den das Licht in der Zelle hervorruft; oder mit anderen Worten, dass die in seinen Absorptionen verschwindende Aetherbewegung nicht auf seine eigene Sub-

1) Dass künstliche Chlorophylllösungen sich unter Sauerstoff-Aufnahme am Lichte verfärben, war, wie man weiss, längst bekannt.

stanz, sondern auf die Substanz der Körper, die er bekleidet, übertragen wird.

Allein, man darf wohl fragen, ist eine solche Annahme auch erlaubt und nöthig? und worin wäre sie begründet?

In den Erfahrungen über Assimilation der Gewächse findet sie keine sachliche Stütze. Gerade jene stärksten Lichtabsorptionen, die in den Absorptionsbändern des Farbstoffes sich ausdrücken, sind bekanntlich bei der Assimilation unwirksam und dies spricht doch gewiss nicht für die Wirkung des im Farbstoff verschwundenen Lichtes auf den Vorgang.

Eine solche Hilfshypothese wäre nur erlaubt, wenn die Betheiligung des Farbstoffes an der Zersetzung der Kohlensäure anderweitig schon mit Sicherheit erwiesen wäre. Die Voraussetzung, dass eine solche Betheiligung besteht, folgt aber keineswegs schon mit Nothwendigkeit aus den bisherigen Erfahrungen über den Gaswechsel der Pflanzen.

Gehen wir auf ihre Grundlagen zurück, so ist offenbar die unbestrittene Thatsache, dass nur grüne Theile der Gewächse im Lichte Sauerstoff abgeben, der wichtigste und eigentlich einzige Ausgangspunkt der gegenwärtigen Vorstellung von der Wirkung der Farbe. Hieraus hat man den Schluss gezogen, dass es der Chlorophyllfarbstoff ist, der die Kohlensäure zersetzt, und dieser Schluss schien auch physikalisch berechtigt durch die naheliegende Annahme, dass das im Farbstoff verschwundene Licht zur Kraftquelle für den Reductionsprocess der Vegetation wird.

Allein dieser Schluss ist nicht mehr geboten, wenn man, wie ich hier zu entwickeln versuche, die Aenderung der Athmungsgrösse im Lichte, die man bisher ganz ausser Acht liess, in die Betrachtung hineinzieht und nicht vergisst, dass der Gaswechsel grüner Organe immer nur die Differenz zwischen Assimilation und Athmung ausdrücken kann.

Die Thatsache, dass nur grüne Theile Sauerstoff abgeben, verlangt dann durchaus nicht mehr den Schluss, dass die grüne Farbe der Träger der Assimilation ist, sondern nur den, dass in den grünen Theilen die Athmung kleiner wird als die Assimilation.

Man darf aber nicht ohne Weiteres bei Beurtheilung der Vorgänge im Gaswechsel Sauerstoff-Abgabe und Assimilation einfach als gleichbedeutend setzen, denn Assimilation kann offenbar ohne



Sauerstoff-Abgabe bestehen. Dies geht schon aus dem Verhalten grüner Gewebe bei niedrigen Lichtintensitäten hervor.

Man hat allerdings aus dem Umstande, dass sie unter solchen Bedingungen keinen Sauerstoff abgeben, den Schluss gezogen, dass die Assimilation erst bei einer bestimmten grösseren Helligkeit beginnt. Allein hier liegt es doch wohl auf der Hand, dass dieser Schluss unberechtigt ist und dass es naturgemässer ist, anzunehmen, dass die Assimilation bei allen, auch den niedrigsten Helligkeiten stattfindet, aber bei den niedrigen noch durch die Athmung verdeckt wird.

Die Betrachtung, dass Sauerstoff-Abgabe überhaupt nur wahrgenommen werden kann, wo die Athmung kleiner wird als die Assimilation, muss aber consequenter Weise auf alle Verhältnisse athmender Gewebe übertragen werden.

So hat man ferner für die Wirkung des Farbstoffes bei der Assimilation noch angeführt, dass die Pflanzen erst zu assimiliren beginnen, wenn sie grün geworden sind, oder wie man es gewöhnlich ausdrückt, dass die Pflanzen früher ergrünen, als sie assimiliren. Aber auch hier ist wiederum Assimilation und Sauerstoff-Abgabe gleich gesetzt. Die Thatsachen sagen auch hier nichts weiter aus, als dass die Sauerstoff-Abgabe erst beginnt, nachdem die Theile grün geworden sind, und die Erscheinung erklärt sich daher auch hier aus dem Umstande, dass die Athmung erst dann kleiner wird als die Assimilation, wenn die Gewebe grün werden.

Dass dies schon in einem sehr frühen Stadium des Ergrünens der Fall ist, folgt aus den Versuchen von Boussingault[1]).

Fragt man weiter nach der Kraftquelle für die Zerlegung der Kohlensäure in den Pflanzen, so sprechen die Beobochtungen durchaus nicht dafür, dass dieselbe, wie man nach der bloss äusseren Erscheinung geurtheilt hat, in den Absorptionen des Chlorophyllfarbstoffes zu suchen ist. Man hat sich zwar viele Mühe gegeben, hier die Thatsachen mit der Vorstellung in Einklang zu bringen; allein sie wollten sich nicht fügen.

Es ist bekannt, dass die versuchten Nachweise für die Wirkung des im Farbstoff absorbirten Lichtes auf die Kohlensäure-Zersetzung bisher völlig misslungen sind.

---

1) Comptes rendus, Bd. 68, S. 410.

Ich erinnere nur daran, dass die Maxima der Kohlensäure-Zersetzung im Spectrum nicht zusammenfallen mit den Maximis der Absorption im Chlorophyllspectrum; dass künstliche Chlorophylllösungen keine Kohlensäure zersetzen, und dass die nicht functionirenden Blätter *dasselbe Chlorophyllspectrum* zeigen, wie functionirende.

Wenn hierin bei der Schwierigkeit genauer photometrischer Bestimmungen der Absorptionsspectra auch noch keine absoluten Gegenbeweise gegen die vorausgesetzte Function des Farbstoffes im Reductionsprocesse zu liegen scheinen, so doch gewiss schon hohe Wahrscheinlichkeitsgründe dagegen. *Und jedenfalls ist es unzweifelhaft, dass die Absorptionen in den Absorptionsbändern, die hier in erster Linie in Frage kommen müssen, weil sie die Farbe, von der man als Ursache ausgeht, bestimmen, bei der Lichtwirkung in der Pflanze keine vorwiegende Rolle spielen.*

Es kann sich daher bei der Aufsuchung der Kraftquelle für die Vegetation nur um die nach ihrer Farbe schwer definirbaren Verschiedenheiten handeln, die in der Lichtabsorption zwischen einem functionirenden und einem nicht functionirenden grünen Gewebe bestehen.[1]) *Diese liegen aber nicht im Chlorophyllspectrum, sondern in den unzweifelhaften Lichtabsorptionen im Zellinhalte*, deren Existenz und deren Wirkungen auf den Zellinhalt in meinen Versuchen im intensiven Lichte durch die Zerstörungen nachgewiesen werden, die sie hervorrufen.

Von welcher Seite man daher auch die Frage betrachten will, sofern man nur die Steigerung der Athmung im Lichte zugiebt, dann erscheint die Hypothese einer Betheiligung des Farbstoffes an der Kohlensäure-Zersetzung nicht mehr geboten, denn die Thatsachen, welche sie zu fordern schienen, finden auch durch die Theorie der Chlorophyllfunction, die ich hier vertrete, schon ihre ausreichende und befriedigende Erklärung.

Zur Geschichte des Gegenstandes darf ich endlich nicht unerwähnt lassen, dass der Antheil des Farbstoffes an der Assimilation schon

1) Dass eine solche Verschiedenheit besteht, hat N. J. C. Müller auch experimentell nachgewiesen. Müller, Bot. Untersuchungen, Heidelberg, Bd. I, und Handbuch der allgemeinen Botanik, 1880, Bd. I, S. 5[illegible].



mehrfach bezweifelt worden ist. Allerdings haben diese Zweifel sich bisher keine Anerkennung zu verschaffen vermocht. Sie waren jedoch theils nicht richtig begründet, theils unvollständig.

Am bemerkenswerthesten in dieser Richtung ist die Ansicht, dass das Chlorophyll nicht die Assimilation bewirkt, sondern dass es in der Assimilation entsteht. Schon Meyen[1]) erwähnt diese Ansicht und scheint sie getheilt zu haben. Ausführlicher ist sie von Mulder[2]) erörtert. Er gelangt gleichfalls zu dem Schlusse, „dass die „grünen Blätter Sauerstoff geben, nicht, weil sie grün sind, sondern, „indem sie grün werden."

Es ist aber schon wiederholt, namentlich Mulder gegenüber, dargelegt worden[3]), dass diese Ansicht unrichtig ist. Meyen geht nicht weiter auf ihre Begründung ein, und die Thatsachen, durch welche sie Mulder zu stützen suchte, sind längst als Irrthümer erkannt worden. Die vermeintliche Umwandlung der Stärkeeinschlüsse der Chlorophyllkörper in Wachs, wobei nach Mulder der Sauerstoff frei werden soll, den die grünen Gewebe entwickeln, findet bei der Entstehung der Chlorophyllkörper nicht statt. Ebenso widerspricht seine Behauptung den erwiesenen Vorgängen beim Ergrünen der Gewächse, denn bei der Bildung von Chlorophyll in den Pflanzen wird Sauerstoff nicht frei, sondern verbraucht. Immerhin ist diese Ansicht sehr bemerkenswerth, schon als ein Versuch, die grüne Farbe der Gewächse nicht als eine bedingende Ursache der Kohlensäure-Zersetzung aufzufassen, sondern sie in einen anderen Causal-Zusammenhang mit der Assimilation zu bringen.

Auch in neuerer Zeit sind Zweifel an der Bedeutung des Farbstoffes für die Assimilation wieder aufgetaucht. Sie entstanden immer, sobald man auf Schwierigkeiten in der Deutung der Thatsachen stiess.

Als ihr Vertreter ist besonders auch Gerland[4]) zu nennen, der in der Controverse über die relative Energie der Farben in der Assi-

---

1) Pflanzenphysiologie, Bd. II., S. 162.

2) Allgemeine physiologische Chemie, übersetzt von Kolbe, Braunschweig 1844, S. 273.

3) Mohl, Vermischte Schriften S. 360. — Sachs, Experimentalphysiologie, S. 320. — De Bary, Bot. Zeit. 1871, S. 612.

4) Ann. d. Phys. und Chemie von Poggendorf, Band 143 (1871).

milation schon in bestimmterer Weise darauf hinwies, dass die Uebereinstimmung der Absorptionsspectra der Blätter und der Chlorophylllösungen, und ebenso die Verfärbungen dieser Lösungen im Sauerstoff sich nicht gut mit der Annahme vereinigen lassen, wonach der Farbstoff bei der Assimilation betheiligt sei.

Diese und ähnliche Einwände habe ich gleichfalls schon oben unter den Gründen angeführt, welche die geltende Vorstellung von der Wirksamkeit des Farbstoffes wenigstens schon unwahrscheinlich machen. Man ging über sie hinweg, weil sie von ihrem rein negativen Standpunkte den Einfluss der Farbe auf die Assimilation nur läugneten, ohne doch die zwischen beiden unleugbar vorhandenen Beziehungen aufzuklären, die sich Jedem in den alltäglichsten Erfahrungen aufdrängen.

Diese Beziehungen sind aber, wie ich mich hier darzulegen bemüht habe, indirecter Natur. Sie liegen in der Herabsetzung der Athmungsgrösse durch den Farbstoff und so fördert dieser zwar nicht die Kohlensäure-Zersetzung, wohl aber, worauf es allein ankommt, die Ansammlung des Kohlenstoffes in der Pflanze.

C. Folgerungen, die sich aus der Theorie der Chlorophyllfunction für die Deutung der Assimilationsversuche ergeben.

Von dem so gewonnenen Standpunkte aus wird es offenbar auch nöthig, die Athmungsgrösse und die Function der Farbe in alle Betrachtungen einzuführen, welche an Untersuchungen über Assimilation der grünen Organe im Lichte anknüpfen.

Es ist dies bisher nicht einmal für die Athmung geschehen, obgleich man doch die Athmung der grünen Organe im Lichte nicht mehr geläugnet hat. Wenigstens finde ich nicht, dass irgend Jemand daran Anstoss nahm, dass die Grösse der Sauerstoff-Aufnahme bei der Beurtheilung der Versuchsresultate über Gaswechsel unberücksichtigt blieb.

Da aber die Oxydations- und Reductionsvorgänge in den grünen Geweben bei Aenderung der Intensität und Farbe der Beleuchtung nicht in gleichem Verhältnisse fallen und steigen, so müssen der Einfluss des Lichtes und die Wirkungen des Farbstoffes auf die Athmung bei allen Fragen, welche die Assimilation betreffen, besonders in Rechnung gezogen werden, und dies möge schliesslich für



einige Folgerungen, die man aus den Untersuchungen über Assimilation ziehen zu dürfen glaubte, hier noch kurz geschehen.

1. Das Optimum für Kohlensäure-Zersetzung im Lichte ist in neuerer Zeit in Frage gekommen. Es kann dasselbe aber nicht einfach durch die Grösse der Sauerstoff-Abgabe im Lichte festgestellt werden.

Diese giebt bei jeder Intensität nur die Differenz zwischen Sauerstoff-Aufnahme und Sauerstoff-Abgabe an. Beide Processe sind verschiedene Functionen von Farbe und Intensität. So lange sie im Versuche nicht getrennt sind, erlaubt die Bestimmung der Sauerstoff-Abgabe nur das approximative Verhältniss zwischen Athmung und Assimilation festzustellen. Man kann nur die Intensitäten bestimmen, bei welchen die eine, und bei welchen die andere die Oberhand gewinnt, aber nicht direct die Grösse des Anwachsens oder Sinkens der Kohlensäure-Zersetzung.

Die Grösse der Sauerstoff-Abgabe ist eben nicht, wofür man sie kurzweg ansah, ein einfaches Mass der Kohlensäure-Zersetzung. Es kann bei grösserer Helligkeit eine grössere Kohlensäure-Zersetzung stattfinden und im Versuche doch nur eine geringere Sauerstoff-Abgabe zum Vorschein kommen, sowie es z. B. die Annäherung der beiden Curven bei den höchsten Intensitäten des Tageslichtes in dem Schema Fig. 6 Taf. XXVI. andeuten soll. Hieraus erklären sich, wie ich annehme, die Fälle, in welchen die Gasabgabe im directen Sonnenlichte geringer, als im hellen diffusen Tageslichte gefunden wurde.

Auch wenn man die Frage anders als bisher auffassen und nicht den Gang der Kohlensäure-Zersetzung im Lichte, sondern nur den Gang des Kohlenstoff-Gewinnes für die Pflanze festsetzen wollte, so würde aus der Sauerstoff-Abgabe allein immer nur eine approximative Schätzung erlaubt sein, so lange das Verhältniss der Kohlensäure-Abgabe zur Sauerstoff-Aufnahme bei wechselnder Lichtintensität nicht bekannt ist.

Complicirt wird endlich das Verhältniss noch durch den ungleichen Gehalt der Pflanzen an Chlorophyll und durch dessen verschiedenartige Beeinflussung von Athmung und Assimilation. Es kann daher auch im Sinne der Kohlenstoffgewinnung überhaupt gar kein für die Pflanzen allgemein gültiges Lichtoptimum geben.

2. Die relative Energie der Farben im Reductionsprocesse kann ebenso wenig durch die blosse Bestimmung der Grösse der Gasabgabe in verschiedenen Farben festgestellt werden, weil die Absorptionen des Chlorophyllfarbstoffes im Sinne meiner Schirmtheorie des Chlorophylls das Resultat verdunkeln.

Alle genauen Untersuchungen von Daubeny[1]) und Draper[2]) an bis auf Sachs[3]) und Pfeffer[4]) haben übereinstimmend gezeigt, dass die grösste Energie in der Sauerstoff-Exhalation der grünen Gewebe, den Strahlen mittlerer Brechung im Spectrum zukommt. Der Widerspruch gegen diese übereinstimmenden Angaben erfolgte, abgesehen von einigen geringeren Abweichungen über den Verlauf der Zersetzungscurve, wesentlich aus theoretischen Gründen. Man wollte die Thatsache nicht zugeben, weil sie mit der geltenden Vorstellung, die den Sitz der Lichtwirkung in den Farbstoff verlegte, nicht gut in Einklang zu bringen war.

Dieses Hinwegsetzen über die Erfahrung der Physiologen findet sich namentlich bei denen, die von rein physikalischen Vorstellungen aus an das Problem herangetreten sind. So schickt Lommel bei seiner Untersuchung den physikalischen Satz voraus, den gewiss Niemand beanstanden wird, dass die Lichtwirkung auch in der Pflanze abhängen müsse von dem Grade der Vollkommenheit der Absorption und von der durch ihre Wärmewirkung zu messenden lebendigen Kraft, oder mechanischen Intensität der absorbirten Strahlen. Allein hieraus schliesst er dann weiter, dass die Hauptwirkung in den Absorptionsstreifen des Chlorophyllfarbstoffes liegen müsse, und zwar in den Absorptionsstreifen im Roth, weil die blauen Absorptionen wegen ihrer geringen mechanischen Intensität nicht wirken könnten.

Da aber die Erfahrung mit dieser Folgerung durchaus nicht in Uebereinstimmung war, so war es doch wohl richtiger, sich zu fragen, ob denn der Sitz der Wirkung nicht ausserhalb des Farbstoffes zu suchen sei.

Diejenigen Physiologen, welche behaupteten, dass gelbe und

1) Philosphical Transactions 1836.
2) Ann. d. Chem. et Phys. 1844.
3) Bot. Zeit. 1864, No. 47.
4) Arb. d. bot. Instit. in Würzburg, Heft 1, 1871.



grüne Strahlen auf Kohlensäure-Zersetzung kräftiger wirken, als z. B. blaue und rothe, schlossen sich allerdings dem äusseren Eindrucke der Erscheinung in den Versuchen sachlich richtiger an, aber sie übersahen, dass dann die Aufgabe bestehen bleibt, die physiologische Function der so auffallenden Absorptionsstreifen des Farbstoffes für die Pflanze zu erklären.

Berücksichtigt man nun die Wirkung des Farbstoffes in meinem Sinne, so wird man zugeben müssen, dass die Versuche, wie sie angestellt wurden, gar keinen unfehlbaren Schluss auf die relative Wirksamkeit der Farben im Reductionsprocesse zulassen. Man musste natürlich grüne und gelbe Strahlen wirksamer finden, als blaue, weil die letzteren in viel höherem Grade vom Chlorophyllfarbstoff verschluckt nicht zur vollen Wirksamkeit gelangen konnten. Es ist gerade so, als wenn ein Photograph die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes in einem Apparate prüfen wollte, in welchem hinter der Linse ein grüner Glasschirm sich befände. Er würde gleichfalls finden, dass Silbersalze gegen blaues Licht unempfindlicher sind als gegen grünes und gelbes.

Trotz der Richtigkeit der Resultate in den Versuchen mit farbigem Lichte halte ich daher die Abhängigkeit der Kohlensäure-Zersetzung von der Wellenlänge noch für unbekannt. Die Frage kann vielleicht kaum anders, als bei Anwendung von sehr intensivem Lichte entschieden werden.

Doch möchte ich hier nicht missverstanden sein. Für die existirende grüne Pflanze, wie sie einmal beschaffen ist, für jedes Chlorophyllkorn mit dem grünen Schirm, den es hat, gilt allerdings auch nach meiner Ansicht der Satz, dass gelbes und grünes Licht sich wirksamer für Sauerstoffabgabe erweist, als blaues. Allein hieraus kann noch kein sicherer Schluss auf die Abhängigkeit der Assimilation von der Farbe gezogen werden. Diese könnte gleichwohl im blauen Lichte stärker sein; da die Versuche hierüber eben nichts Sicheres aussagen. Doch scheint es auch mir a priori wahrscheinlicher, dass die blauen Strahlen unwirksamer sind, denn die Bedeutung der Absorptionen im Chlorophyllfarbstoff für die Kohlenstoff-Ansammlung würde als eine noch günstigere Anpassung für die Pflanze erscheinen, wenn die Absorption der blauen Strahlen nur die Athmung schwächen, die Assimilation aber nicht beeinträchtigen würde.

Keinesfalls aber dürfen die anderen Consequenzen übersehen werden, die aus der Absorption der Strahlen im Chlorophyllfarbstoff folgen.

So kann auch das Maximum der Wirkung im Spectrum bei der Assimilation für alle Pflanzen und für alle Helligkeiten unmöglich an derselben Stelle liegen.

Es muss abhängig sein von der Tiefe der Färbung der Pflanze und von der Gesammt-Intensität der Bestrahlung im Versuche. Seine Lage muss sich daher mit beiden Bedingungen ändern und hieraus erklären sich ausreichend die abweichenden Resultate über den Verlauf der Assimilationscurve im Spectrum.

3. Die Constanz des Gasvolumens, in welchem grüne Organe im Licht unter Verwandlung der Kohlensäure in Sauerstoff vegetiren, ist, wie man weiss, die Grundlage einer beliebten Betrachtung gewesen, welche über die wahrscheinliche chemische Zusammensetzung der kohlenstoffhaltigen Substanz Auskunft geben sollte, die im Reductionsprocesse gebildet wird. Geht man hierbei von der Vorstellung aus, dass Kohlensäure und Wasser in der Pflanze unter Abgabe von Sauerstoff zur Bildung jener Substanz unmittelbar zusammentreten, so erlaubt dieselbe aus den Verhältnissen des Gaswechsels einen Rückschluss auf die Constitution dieses primären Assimilationsproductes der Gewächse zu ziehen.

Nun ist allerdings die gemachte Voraussetzung, dass dieses Product direct aus Kohlensäure und Wasser gebildet wird, keineswegs schon durch die Erfahrung nothwendig geboten. Aber diese Annahme hat doch bisher den einzigen leitenden Gesichtspunkt für die Theorie der Assimilation abgegeben und für eine andere Hypothese, z. B. für die Hereinziehung der stickstoffhaltigen Substanzen der Chlorophyllkörper in den Vorgang fehlt zur Zeit noch jede thatsächliche Handhabe; es wird daher wohl nicht überflüsig erscheinen, wenn ich hier unter Hinweis auf die Bildungsproducte der Chlorophyllkörper noch etwas eingehender untersuche, welche Schlussfolgerung sich in Wirklichkeit ergiebt, wenn man die Beschaffenheit jenes ersten Assimilationsproductes aus den Verhältnissen des Gaswechsel der grünen Gewebe im Lichte beurtheilen will.

Aus der ungefähren Uebereinstimmung der Volumina der aus- und eingeathmeten Luft zog man bisher den Schluss, dass der im Reductionsprocesse zurückgehaltene Kohlenstoff der Kohlensäure unter

Abgabe sämmtlichen Sauerstoffes derselben sich mit Wasser zu einem Kohlenhydrat verbinde, und dieser Schluss erhielt gewissermassen eine Unterstützung durch die anatomischen Erfahrungen über die Entstehung der Stärke in den Chlorophyllkörpern und durch die physiologischen Vorstellungen über die Bedeutung und Verbreitung der Glycose in den Pflanzen.

In der That hat sich, wie man wohl sagen darf, die gegenwärtige Hypothese, dass die Stärke, oder dass ein Zucker dieses primäre Bildungsproduct darstellen, gegenüber der älteren Liebig'schen Annahme, dass im Reductionsprocesse die organischen Säuren gebildet würden, wesentlich nur aus jener Betrachtung über den Gaswechsel mit Hülfe der bezeichneten anatomischen Thatsachen herausgebildet. Nun wäre aber, wie sich leicht zeigen lässt, jener Schluss aus der Constanz des Gasvolumens nur dann richtig, wenn die grünen Organe im Lichte nur assimiliren und nicht athmen würden.

Giebt man aber die Athmung im Lichte, wie man doch muss, zu, so wird das Verhältniss unbedingt ein anderes, weil ja gleichzeitig Sauerstoff aufgenommen wird.

Man kann nicht einwenden, dass die Berücksichtigung der Athmung unnöthig sei, weil der aufgenommene Sauerstoff wieder Kohlensäure bildet; denn die beiden Volumina, die hier in Frage kommen, decken sich nicht. Bei der Athmung grüner Organe im Lichte wird unzweifelhaft mehr Sauerstoff aufgenommen, als Kohlensäure gebildet.

Ich habe schon oben hervorgehoben, dass es unstatthaft ist, die Vorgänge bei der Keimung Stärke-haltiger Samen auf die Athmung der grünen Organe erwachsener Pflanzen ohne Weiteres zu übertragen, denn in diesen bildet die Stärke und ihre Umwandlungsproducte sicher nicht das Material für die Athmung. Bei der Keimung Oel-haltiger Samen tritt schon deutlich der Fall ein, dass mehr Sauerstoff aufgenommen wird, als Kohlensäure abgegeben. In den grünen Organen muss sich dies Verhältniss im Lichte, wie aus meinen Versuchen hervorgeht, beträchtlich steigern.

Die Athmung der grünen Organe im Lichte hat daher für sich allein betrachtet, nothwendig immer eine Verringerung des Gas-Volumens im Versuchsraume durch Bindung von Sauerstoff in der Pflanze zur Folge.

Wenn daher bei gleichzeitig assimilirenden und athmenden

Organen das Gasvolumen der umgebenden Luft gleichbleibt, so muss dies nothwendig zu dem Schlusse führen, dass im Reductionsvorgange direct eine Substanz gebildet wird, die ärmer an Sauerstoff ist, als die Kohlenhydrate und zwar um so viel ärmer, als der bei der Athmung gleichzeitig gebundene Sauerstoff beträgt. Dieser Schluss ist unvermeidlich, wenn man die kohlenstoffhaltige organische Substanz unmittelbar aus Kohlensäure und Wasser entstanden denkt.

Man könnte hieraus weiter folgern, dass die ungefähre Constanz des Gasvolumens, die ja nur unter gewissen Verhältnissen beobachtet wird, nur bei einer bestimmten Grösse der Athmung eintreten kann, nämlich dann, wenn das entstehende Reductionsproduct durch Sauerstoff-Aufnahme nahezu ganz in ein Kohlenhydrat übergeführt wird, welches alsdann als ein beständigeres, der weiteren Oxydation im Licht widerstehendes, kohlenstoffhaltiges Reservematerial im Chlorophyllkörper zurückbleibt.

Die Athmungsgrösse der grünen Gewebe würde hiernach nicht allein, wie dies ja nothwendig ist, das beobachtete Verhältniss im Gaswechsel beeinflussen, sondern hiermit in Verbindung auch die Beschaffenheit der in den Chlorophyllkörpern zur Ablagerung gelangenden Bildungsproducte bestimmen. Denn die Function der Chlorophyllkörper ist nachweislich eine doppelte, sie assimiliren und athmen, und dies führt dann im Verfolge meiner Vorstellung zu der naheliegenden Hypothese, die im nächsten Abschnitte weiter ausgeführt werden soll, dass es die Ansammlung des Farbstoffes ist, welche die Entstehung verschiedenartiger Bildungsproducte im Chlorophyllkörper veranlasst. Dies ist so zu verstehen, dass aus einem ursprünglichen, kohlenstoffreichen und sauerstoffarmen Producte, welches direct im Reductionsvorgange entsteht, durch die Athmung im Chlorophyllkörpern höher oxydirte Körper hervorgehen, und dass diese je nach der wechselnden Athmungsgrösse, die in den verschiedenen Tageshelligkeiten wieder von der Tiefe der Farbe des Gewebes abhängt, bald ärmer, bald reicher an Sauerstoff werden.

So würde der Chlorophyllfarbstoff, wie ich schon in meiner ersten Publication ausgesprochen, durch seine Absorption der sogenannten chemischen Strahlen den beständigen Regulator in der Pflanze zwischen Licht, Athmung und Assimilation bilden, während seine Absorptionen im Roth vielleicht nur die Wärmewirkung der Strahlen in der Pflanze erhöhen mögen.



VI. Die Entstehung des Hypochlorins in der Keimpflanze und seine Beziehung zur Assimilation.

In den vorhergehenden Abschnitten suchte ich die Vorstellung zu begründen, dass die Chlorophyllkörper der Pflanzen nicht bloss Reductionsapparate sind, sondern dass sie gleichzeitig als Organe der Athmung dienen.

Diese Auffassung bestimmt auch den Standpunkt, den ich bei der Beurtheilung der Bildungsproducte in den Chlorophyllkörpern einnehme und der mich zu der Hypothese der Entstehung derselben durch ein Zusammenwirken von Assimilation und Athmung geführt hat.

Ich habe diesen Gedanken schon am Schlusse des vorigen Abschnitts kurz angedeutet und aus den Verhältnissen des Gaswechsels grüner Gewebe herzuleiten gesucht. Ich will ihn hier noch durch die anatomischen Befunde in den Chlorophyllkörpern näher begründen und gleichzeitig die Thatsachen beleuchten, die mich veranlassen, das Hypochlorin als das wahrscheinliche primäre Assimilationsproduct des Kohlenstoffes in den Gewächsen zu bezeichnen.

In den Chlorophyllkörpern entstehen, und zwar offenbar als unmittelbare Producte ihrer Function im Gaswechsel, verschiedenartige Substanzen, die als Einschlüsse in demselben abgelagert und später im Stoffwechsel wieder verbraucht werden. Diese Substanzen sind Stärke, Fett, wahrscheinlich Zucker und, wie ich in diesem Aufsatze nachwies, auch Gerbstoff und endlich das Hypochlorin, eine ölartige, Sauerstoff begierig aufnehmende und verharzende Substanz.

Jede vollständige Theorie der Assimilation darf daher nicht bloss die Entstehung einer einzigen Substanz berücksichtigen, sondern muss nothwendig die Bildung aller der genannten Körper-Gruppen im Chlorophyllkorn umfassen.

Unmöglich können aber alle diese Bildungen, die wir als Einschlüsse in den Chlorophyllkörpern beobachten, als unmittelbare Reductionsproducte der Kohlensäure gelten. Die Entstehung dieser verschiedenartigen Producte muss aber doch auf die Function der Chlorophyllkörper zurückgeführt werden.

In welcher Beziehung zur Function dieser Körper stehen nun diejenigen ihrer Einschlüsse, die nicht unmittelbare Reductionsproducte der Assimilation sind?

Die wissenschaftliche Controverse über den physiologischen Werth der Einschlüsse der Chlorophyllkörper hat bisher diese Frage gar nicht berührt, sondern sich damit begnügt, zu untersuchen, welcher Stoff primär bei der Zersetzung der Kohlensäure gebildet wird.

Von verschiedenen Seiten hat man bald Stärke, bald einen Zucker, bald auch Fett als dies primäre Erzeugniss angesehen.

Zunächst kam die Stärke in Betracht, schon deshalb, weil sie längere Zeit hindurch als das einzige kohlenstoffreiche Bildungsproduct der Chlorophyllkörper galt. Für sie sprach nicht nur ihre weite Verbreitung, sondern auch die nachgewiesene Abhängigkeit des Stärkegehaltes der Chlorophyllkörper von Licht und Kohlensäure. Sachs hat dies in zahlreichen Aufsätzen [1]) erschöpfend dargethan und sich hierdurch ein unbestreitbares Verdienst um die Kenntniss des Assimilationsvorganges erworben. Später haben Andere die Beweise hierfür gehäuft und erweitert.

Allein seitdem man weiss, dass die Stärke nicht das einzige Product der physiologischen Function der Chlorophyllkörper ist, musste ihre vorausgesetzte Bedeutung wieder in Frage kommen; denn die Thatsachen, welche die Beziehungen der Stärke zum Assimilationsvorgange darlegen, erweisen in der That nur, dass die Bildung von Stärke eine der weitaus häufigsten Folgewirkungen der Assimilation ist.

Dasselbe gilt aber in gleicher Weise von den beobachteten Fetteinschlüssen in den Chlorophyllkörpern; ebenso vom Zucker in den grünen Geweben, von den Gerbstoffbläschen bei Mesocarpus, und zuletzt von allen kohlenstoffreichen, ternären Bestandtheilen des Pflanzenkörpers. Die Bildung aller dieser Körper ist eine mehr oder weniger nahe Folgewirkung der Assimilation und hängt von Licht und Kohlensäure ab.

1) Bot. Zeit. 1862, p. 365; Flora 1862, p. 165 und 1863, p. 193; Jahrb. f. wiss. Bot. III. 1863, p. 199; Bot Ztg. 1864, p. 289; Experimentalphysiologie, p. 133—934.



Unter allen diesen Körpern ist, ausser dem Hypochlorin, kein einziger, auch die Stärke nicht, ein constantes und nothwendiges, allen Chlorophyllkörpern gemeinsames Product.

Das Assimilationsproduct des Kohlenstoffes muss sich aber doch nothwendig in den Chlorophyllkörpern aller Gewächse vorfinden.

So verbreitet daher die Stärke auch in den Chlorophyll führenden Geweben auftritt, sie kann unmöglich, schon deshalb nicht, weil sie in vielen Chlorophyllkörpern fehlt, als das gesuchte allgemeine Reductionsproduct der Kohlensäure gelten.

Ebensowenig und aus denselben Gründen könnte dies aber ein Zucker sein der überdies noch gar nicht im Inneren der Chlorophyllkörper nachgewiesen ist, und noch viel weniger ein Fett, oder eine organische Säure.

Man kann sich aber auch nicht begnügen wollen, anzunehmen, dass es mehrfache, verschiedene Reductionsproducte in verschiedenen Pflanzen giebt, und dass die genannten Einschlüsse der Chlorophyllkörper alle in gleicher Weise als directe Assimilationsproducte verschiedener Pflanzen anzusehen sind. Eine solche Behauptung hätte nicht nur wenig Wahrscheinlichkeit für sich, sondern sie würde auch die Erkenntniss des Vorganges nicht im geringsten fördern.

Es giebt keine einzige positive Thatsache, die sie verlangt und es ist schon von anderer Seite bei Gelegenheit der Frage, ob in gewissen Pflanzen Fett an Stelle von Stärke das Assimilationsproduct sei, darauf hingewiesen worden, dass ihr gewichtige, factische Bedenken entgegenstehen.

Die Gleichartigkeit im Bau und in der Zusammensetzung der Chlorophyllkörper, und die grosse Uebereinstimmung im Gaswechsel der grünen Gewebe sprechen offenbar für die Identität des Assimilationsvorganges in allen Geweben. Es ist auch gar keine Ursache ersichtlich, warum in einem Falle die Kohlensäure zu Stärke, in dem anderen zu Fett u. s. w. reducirt werden sollte. Vor Allem aber darf nicht übersehen werden, dass die Annahme mehrfacher Reductionsproducte, wie oben bemerkt, die Thatsachen, welche vorliegen, gar nicht erklärt.

Zu welcher Assimilationshypothese man immer greifen will, die Aufgabe kann doch nur die sein, die Ursache aufzudecken, warum bei der Assimilation in der einen Pflanze Stärke, in einer anderen

der ...ides, Stärke und Fett, in einer dritten wieder Gerbstoff ...t ein Zucker, in allen endlich Hypochlorin im Inneren ... ...yllkörper wirklich gebildet und abgelagert wird.

... besondere Entstehungsweise so verschiedenartiger Körpergruppen ...len Chlorophyllkörpern muss sich doch zum mindesten ...eit nach aus der Assimilationshypothese herleiten lassen. ...t aber nicht die blosse Behauptung der Thatsache, dass es so...

...Vorstellung, zu der ich hierüber gelangt bin, schliesst sich nun ... ...iber die Sauerstoff-Aufnahme d... ...ber die chemische Beschaffen... ...ihrer ...

Ich gehe davon aus, dass sämmtliche Bildungsproducte der Chlorophyllkörper einen gemeinsamen chemischen Character von nicht zu unterschätzender Bedeutung für die Auffassung des Vorganges zeigen. Sie gehören alle zu den stickstofffreien Bestandtheilen des Pflanzenkörpers. Hieraus darf man mit Recht schliessen, dass die stickstoffhaltigen Bestandtheile der Zelle mit ihrer Substanz in den Assimilationsvorgang nicht hineingezogen werden.

Es entspricht dies vollkommen der ältesten und verbreitesten Vorstellung von der Assimilation des Kohlenstoffes. Und es ist gewiss beachtungswerth und zugleich beweisend genug, dass die bedeutende Erweiterung unserer Kenntnisse über die Bildungsproducte der Chlorophyllkörper nur dazu geführt hat, die alte Vorstellung zu bestätigen und zu befestigen, wonach die organische Stoffbildung in der Pflanze, soweit es die Assimlation des Kohlenstoffes betrifft, ein einfacher Reductionsvorgang ist, an welchem nur die Kohlensäure und das Wasser Theil nehmen.

Vom physiologischen Gesichtspunkte betrachtet erscheinen somit die sichtbaren Producte der Assimilation im Chlorophyllkörper: Hypochlorin, Fett, Stärke, Zucker, Gerbstoff; nur als in ihrem Sauerstoff-Gehalt verschiedene Abkömmlinge von Kohlensäure und Wasser. Hält man nun die Annahme eines einzigen, allgemeinen, für alle Pflanzen gleichartigen Reductionsproductes fest, so gelangt man, unter Berücksichtigung der starken Athmung der Chlorophyllkörper im Lichte, nothwendig zu der Vorstellung, dass der verschiedene Sauerstoff-Gehalt der Ablagerungsproducte durch die **Athmungsgrösse**

bestimmt wird, welche verschieden nach Helligkeit und Farbe aus einem gleichartigen, sauerstoffarmen Reductionsproduct sauerstoffreichere Körper von verschiedenem Sauerstoffgehalt entstehen lässt.

Der Möglichkeit dieser Hypothese steht auch von chemischer Seite nichts Entscheidendes entgegen. Ihre Zulässigkeit und ihre eigentliche Begründung liegt auf anatomischem und physiologischem Gebiete; in dem Vorhandensein ternärer Assimilationsproducte im Inneren der Chlorophyllkörper von verschiedenem Sauerstoff-Gehalt, deren Verschiedenartigkeit eine Erklärung verlangt, und in den Erfahrungen, die ich über die Beschaffenheit der Chlorophyllkörper und ihre Beziehungen zum Sauerstoff und zum Lichte gesammelt habe.

Das Reductionsproduct, als dessen Oxydationsderivate im weiteren Sinne ich die verschiedenen ternären Ablagerungen in den Chlorophyllkörpern betrachte, kann nur in jenen Tropfen gesucht werden, welche durch Salzsäure oder Wärme aus den Chlorophyllkörpern hervorquellen, denn sie enthalten alle gegen Licht empfindlichen und Sauerstoff im Lichte verzehrenden Bestandtheile der Chlorophyllkörper. Sie sind es, welche bei den Versuchen im intensiven Lichte unter Sauerstoff-Aufnahme verschwinden, während die stickstoffhaltigen Bestandtheile und ebenso alle beständigen ternären Assimilationsproducte, wie Stärke, Fett, Gerbstoff intact im Chlorophyllkörper zurückbleiben.

Als wesentlichen Bestandtheil dieser Tropfen habe ich das Hypochlorin nachgewiesen und habe zeigen können, dass es im Lichte äusserst begierig Sauerstoff aufnimmt und verschwindet. Die Vermuthung liegt nahe, dass dieser Körper, der in den Chlorophyll führenden Geweben überall auftritt und der nach seinen microchemischen Eigenschaften offenbar den ätherischen Oelen verwandt erscheint, das gesuchte Reductionsproduct der Kohlensäure ist und zugleich die stoffliche Grundlage der ternären Einschlüsse bildet, die sich als Material für den Stoffwechsel in den Chlorophyllkörpern ablagern und ansammeln.

Das Hypochlorin ist in der That, wenn wir vom Chlorophyllfarbstoff absehen, der einzige gegen Licht empfindliche und Sauerstoff verzehrende Körper, der allgemein im Inneren der bereits gestalteten Chlorophyllkörper gebildet und wieder verbraucht wird.

Das allgemein verbreitete Vorkommen des Hypochlorins in den

Chlorophyllkörpern aller grünen Gewächse hat bereits im ersten Abschnitte dieses Aufsatzes seine genügende Beleuchtung erfahren. Es giebt keine Abtheilung des Gewächsreiches, in welcher dasselbe in den Chlorophyllkörpern nicht gefunden würde. Es tritt in diesen überall neben Stärke, Fett und Gerbstoffbläschen auf, und ebenso dort, wo diese Körper fehlen.

Wenn die Frage einer genetischen Beziehung aufgeworfen wird, so können nach dem anatomischen Befunde diese Körper sämmtlich aus dem Hypochlorin, aber nicht umgekehrt dieses aus jenen hervorgehen.

Das zerstreute Auftreten des Hypochlorins unter den Chlorophyllkörpern derselben Zelle zeigt, dass es im Assimilationsvorgange der Chlorophyllkörper regelmässig wieder verbraucht werden muss.

Es ist bekannt, dass die Ansammlung der Ablagerungsproducte, namentlich der Stärke in den Chlorophyllkörpern mit ihrem Alter zunimmt.

Es ist wiederum nachweisbar, dass im Gegensatz zu dieser wachsenden Ansammlung der Stärke die Menge des Hypochlorins in den alternden grünen Zellen und Geweben abnimmt. Ich habe in den beigegebenen Tafeln dieses Verhältniss für Spirogyra (Fig. 2, 3, 4 Taf. XXII.) und Chara (Taf. XXI.) durch Abbildungen zu belegen gesucht. Je reicher die Chlorophyllkörper an Ablagerungsproducten werden, desto ärmer werden sie an Hypochlorin und dies darf gewiss gleichfalls als ein Zeichen für ihre Entstehung aus demselben gedeutet werden.

Ganz auffallend offenbart sich diese genetische Beziehung noch bei den Spirogyren und anderen Conferven, welche circumscripte Amylumheerde besitzen, in dem bemerkenswerthen und constanten Auftreten des Hypochlorins an diesen typischen Bildungsstätten der Stärke. Hier kann der causale Zusammenhang zwischen dem Auftreten der Stärke und des Hypochlorins, nach dem, was ich über dieses Verhältniss früher mittheilte, nicht wohl geleugnet werden.

Wir sehen daher, wo immer Chlorophyll erscheint, ist auch Hypochlorin nachweisbar, dies geht so weit, dass auch dort, wo die Chlorophyllkörper nur sparsam, zerstreut und selbst nur ausnahmsweise, gleichsam überflüssig, auftreten, z. B. in den Zellen der Epidermis und der Haare der Phanerogamen (Fig. 6 Taf. XXII.) oder

in den Zellen phanerogamischer Parasiten, welche Chlorophyll besitzen (Fig. 10 Taf. XXIV.), jedesmal, man kann sagen, als Beweis für die Assimilation dieser Chlorophyllkörper, die braunen Hypochlorinabscheidungen nach Behandlung mit Salzsäure zur Erscheinung kommen.

Das Hypochlorin ist daher nicht nur ein allgemeines und unfehlbares Erzeugniss der Chlorophyllkörper, sondern zeigt auch unverkennbare, räumliche und zeitliche Beziehungen zur Bildung der Ablagerungsproducte in denselben, namentlich zur Entstehung der Stärkeeinschlüsse.

Zu diesen rein anatomischen Nachweisen tritt dann noch der strengere, experimentelle Beweis hinzu, dass die Bildung des Hypochlorins in den Keimpflanzen wirklich unter dem Einflusse des Lichtes steht.

Finsterkeimlinge der Angiospermen, die von der Aussaat an vor Lichtwirkung geschützt waren, sind, wenn sie ans Licht gebracht werden, nicht nur, wie man weiss, nicht grün, sondern sie besitzen auch niemals Hypochlorin. Die Dauer ihrer Cultur im Finstern ist hierbei ganz gleichgültig. Das Hypochlorin kann sich in den Keimlingen der Angiospermen aus den Reservestoffen nicht regeneriren, auch dann nicht, wenn die Keimlinge bis zur völligen Erschöpfung ihrer Reservestoffe im Finstern fortwachsen. Es muss zu seiner Bildung Licht hinzutreten und zwar Licht von höherer Intensität, als zum blossen Ergrünen der Keimlinge nöthig ist. Aehnlich wie der Chlorophyllfarbstoff entsteht das Hypochlorin in den Keimlingen nur dann, wenn sie noch im entwickelungsfähigen Alter ans Licht gebracht werden, und ist in ihnen relativ zum Farbstoff erst spät nachweisbar, erst, nachdem sie bereits längere Zeit unter dem Einflusse des Lichtes gestanden haben und erst lange, nachdem sie ergrünt sind.

Zur näheren Orientirung sollen hier noch die genaueren Angaben über meine Versuche mit Erbsen, Hanf, Gurken, Lein u. s. w. folgen. Es sind dieselben, die ich schon früher an anderer Stelle[1]) mitgetheilt habe.

Finsterkeimlinge derselben Aussaat wurden hierbei in Parallel-

1) Monatsber. d. Berl. Akad., Nov 1879.

Versuchen zur Constatirung des Hypochlorins vor und nach der Lichtwirkung in gleicher Weise mit Salzsäure behandelt.

Nach achttägigem Dunkelleben sind die Finsterkeimlinge dieser Pflanzen noch völlig ergrünungs- und entwickelungsfähig; sie ergrünen bei einer Temperatur von etwa 20 bis 23° C. im Versuchsraume — in den Monaten Juli und August — wenn sie einem hellen diffusen Tageslichte ausgesetzt werden, schon in 2 bis 3 Stunden deutlich und sind in 6 bis 10 Stunden satt und tief grün.

8- bis 13-tägige Finsterkeimlinge dieser Pflanzen tief gelb — die Gurken-Cotyledonen, wie dies bei diesen Pflanzen häufig der Fall ist, trotz ihres Finsterlebens schon verdächtig grün — zeigen, mit Salzsäure untersucht, in ihren Geweben keine Spur von Hypochlorin.

8-tägige Finsterkeimlinge derselben Pflanze und derselben Aussaat 6 Stunden am Licht sind deutlich bis tief grün; ihre Gewebe aber zeigen keine Spur von Hypochlorin.

8-tägige Finsterkeimlinge derselben Aussaat 13 bis 16 Stunden ununterbrochen dem hellen diffusen Tageslicht ausgesetzt, verhalten sich, obschon sie jetzt bereits tief ergrünt sind, noch ebenso; noch findet sich in ihren Geweben kein Hypochlorin.

8-tägige Finsterkeimlinge derselben Aussaat 19 bis 20 Stunden am Licht zeigen jetzt, wenn auch im Ganzen erst sparsam, die ersten Spuren von Hypochlorin (Fig. 5, 6, 7 Taf. XXIII.).

8-tägige Finsterkeimlinge derselben Aussaat endlich 30 bis 31 Stunden dem vollen Tageslichte ausgesetzt, enthalten jetzt in allen Geweben Hypochlorin. Die Plumulae der Erbsen (Fig. 10 Taf. XXIII.), des Hanfes (Fig. 8 Taf. XXIII.), die grünen Gewebe der Cotyledonen der Gurken (Fig. 11 Taf. XXIV.) und des Leins, auch die jugendlichen, kaum etwas Farbstoff besitzenden Zellen dieser Gewebe, sind jetzt reich an Hypochlorin.

Aus diesen Untersuchungen, die ich mit demselben Erfolge später noch auf andere Keimlinge ausgedehnt habe, geht daher soviel unzweifelhaft hervor, dass das Hypochlorin bei den Angiospermen erst unter dem Einflusse des Lichts entsteht und hier daher unbedingt eine Folgewirkung der Assimilation ist.

Wir sehen aber auch, dass es in den Geweben erst constatirbar wird, nachdem die Keimlinge eine längere Zeit dem Lichte ausgesetzt waren und nachdem sie tief ergrünt sind.

Auch diese bemerkenswerthe und bedeutungsvolle Thatsache lässt sich aus der Beziehung des Farbstoffes zur Athmung erklären.

Unfehlbar wird das Hyphochlorin mit Beginn der Beleuchtung in der Pflanze gebildet, denn es ist nicht einzusehen, warum das Licht die Wirkung, die es auf die Bildung dieses Stoffes nachweislich hat, in den ersten 20 Stunden seiner Wirksamkeit nicht ausüben sollte.

Da das Hypochlorin erst nachweisbar wird, nachdem die Keimlinge tief ergrünt sind, so darf man schliessen, dass es im Lichte verzehrt wird, bis eine genügende Menge von Farbstoff zu seinem Schutze entstanden ist, und dies führt auf die Vermuthung, das Hypochlorin möchte in der ersten Zeit seiner Entstehung selbst in den Farbstoff übergeführt werden und so die Muttersubstanz auch des Chlorophyllfarbstoffes sein. Auf diese Hypothese, die auch das Ergrünen der Gymnospermen im Finstern erklären könnte, werde ich noch mit einigen Worten am Schlusse zurückkommen.

Dies Verhältniss des Hypochlorins zur Assimilation und Athmung, welches die Bildungsvorgänge in dem Finsterkeimlingen ersichtlich machen, wenn diese an's Licht gebracht werden, wird noch anschaulicher, wenn man die Versuche etwas abändert und die Finsterkeimlinge nicht dem vollen, hellen Tageslicht aussetzt, sondern sie im Halbdunkel erzieht. Im Halbdunkel, d. h. in stark verdunkelten Räumen, ergrünen Keimlinge bekanntlich vollständig, ohne sich am Leben erhalten zu können. Sie gehen nicht viel später zu Grunde, als wenn sie ganz im Finstern vegetiren würden.

Man hat mit Unrecht aus dieser Thatsache den Schluss gezogen, den ich schon Seite 383 zurückwies, dass das Ergrünen der Gewächse bei geringerer Lichtintensität erfolgt als die Assimilation.

In der That ist bei diesen niedrigen Lichintensitäten das Verhältniss der Assimilation zur Athmung nur ein für die Assimilation noch ungünstiges. Die Assimilationsproducte werden daher ohne bleibenden Gewinn für die Pflanze wieder verbraucht. —

Lässt man nun Keimlinge in so verdunkelten Räumen wachsen, bei Helligkeiten, welche zwar noch zum Ergrünen genügen, nicht

aber mehr zur Entwickelung von freien Sauerstoff, so kann sich in ihnen auch kein Hypochlorin ansammeln.

Solche im Halbdunkel erzogene Pflänzchen — mag man sie vom Beginn der Keimung an im Halbdunkel erziehen, oder reine Finsterkeimlinge später ins Halbdunkel bringen — zeigen keine Spur von Hypochlorin, wenn auch die Pflänzchen ebenso gut ausgebildet und ebenso tief ergrünt sind, wie es sonst bei Keimlingen der Fall ist, die einige Tage frei bei vollem Licht sich entwickelt haben und in deren Geweben immer reichlich Hypochlorin enthalten ist.

Als Belege gebe ich einige Abbildungen, die aus denselben Geweben gleichalteriger Finsterkeimlinge, die zu den Parallel-Versuchen benutzt wurden, herstammen. Die einen waren 30 Stunden dem vollem Tagelicht ausgesetzt, die anderen 45 Stunden in mässigem Halbdunkel cultivirt; und zwar von:

Cannabis — 10 Tage alt — Fig. 8 Taf. XXIII. 30 Stunden im vollen Licht.
Fig. 9 Taf. XXIII. 45 Stunden im Halbdunkel.

Pisum — 10 Tage alt — Fig. 10 Taf. XXIII. 30 Stunden im vollen Licht.
Fig. 11 Taf. XXIII. 45 Stunden im Halbdunkel.

Cucumis — 10 Tage alt — Fig. 11 Taf. XXIV. 30 Stunden im vollen Licht.
Fig. 12 Taf. XXIV. 45 Stunden im Halbdunkel.

Ob sich in den im Halbdunkel cultivirten Pflänzchen nach längerer Zeit, selbst nach 8 bis 14 Tagen, schliesslich doch schon etwas Hypochlorin vorfindet, hängt selbstverständlich ganz von der Regulirung der Helligkeit ab, denn sobald die Assimilation grösser wird als die Athmung, kann sich das Hypochlorin in den ergrünenden Keimlingen ansammeln und seine Menge nimmt mit der Steigerung der Helligkeit zu.

Man kann aber schön ergrünte Keimlinge ohne Hypochlorin im Halbdunkel leicht und einfach erziehen, wenn man z. B. die Pflänzchen unter Glasglocken wachsen lässt, die mit grauem Papier

bekleidet in einem tiefen Zimmer in grösserer Entfernung vom Fenster an der Hinterwand aufgestellt sind. — Dass in grünen Pflänzchen, die so erzogen werden, sich kein Hypochlorin findet, während es doch sonst, wenn die Pflanzen bei vollem Lichte wachsen, in ihren Chlorophyllkörpern niemals fehlt, scheint mir ein deutlicher Beweis dafür, dass das Hypochlorin in der Assimilation entsteht, aber in der Athmung wieder verbraucht wird, so lange eben die Athmung im Lichte grösser ist, als die Assimilation.

Die Abhängigkeit der Entstehung des Hypochlorins vom Lichte ist somit mit völliger Sicherheit nachgewiesen. Dagegen lässt sich die Abhängigkeit seiner Entstehung von der Kohlensäure-Spannung im Versuchsraume durch directe Versuche nicht ermitteln, weil es nicht möglich ist, die Kohlensäure aus den Geweben zu entfernen und auszuschliessen, sofern nämlich die Versuche sich über längere Zeiträume hinaus erstrecken müssen.

Cultivirt man Keimlinge in kohlensäurefreien Räumen, so gelingt es daher niemals die Kohlensäure-Spannung durch Absorptionsmittel im Versuchsraume so weit herabzusetzen, um die Bildung von Hypochlorin in den Geweben völlig zu unterdrücken. Dies kann aber kaum auffallen, da man berücksichtigen muss, dass die Zeitdauer der Versuche hier als wichtiger Factor bei der Production der Kohlensäure in den Geweben in Rechnung zu ziehen ist. Man darf hierin keineswegs einen Beweis suchen, dass die Hypochlorinbildung unabhängig von der Assimilation erfolgt, denn bei dem Vorhandensein von Sauerstoff im Versuchsraume, der hier ja schon für das Ergrünen nothwendig ist, muss sich bei der Länge der Zeit, welche unter diesen Umständen vergeht, bis das Hypochlorin in den Geweben sichtbar wird, nach und nach Kohlensäure genug in den Geweben ansammeln, um als Bildungsmaterial für das Hypochlorin verwerthet werden zu können.

Viel auffallender ist der Umstand, dass das Hypochlorin ebenso wie der Chlorophyllfarbstoff auch ohne Licht in den Finsterkeimlingen der Gymnospermen entsteht.

Das Verhältniss ist folgendes:

Die farblosen Embryonen der Pinus-Arten z. B. von Pinus picea, montana, maritima, Larix, enthalten keine Spur von Hypochlorin.

Lässt man sie im Finstern keimen und cultivirt sie unausgesetzt

mit möglichstem Ausschlusse des Lichtes im Finstern, so werden sie nach einiger Zeit trotzdem grün. Diese merkwürdige Thatsache, die bis heute ihrer Ursache nach unaufgeklärt ist, ist bekanntlich von Sachs entdeckt worden.

Untersucht man nun die ergrünenden und ergrünten Finsterkeimlinge dieser Gymnospermen auf die Existenz von Hypochlorin, so zeigt sich, dass dasselbe in den ersten Stadien der Keimung, auch nachdem die Keime bereits ergrünt sind, noch fehlt. In den späteren Stadien der Keimung aber, wenn diese lange genug im Finstern fortgeführt wird, tritt allerdings auch im Finstern Hypochlorin in ihnen auf.

Die folgende Tabelle soll über dies Verhalten bei Pinus picea Auskunft geben.

Hypochlorin-Gehalt der Finsterkeimlinge von Pinus picea in verschiedenem Alter; belichtet und unbelichtet.

(Alle Keimlinge, auch die nicht belichteten zur Zeit der Untersuchung tief grün.)

Alter der Keimlinge in Tagen		Zahl der unter-suchten Keimlinge	Befund an Hypochlorin. Es war vorhanden:
überhaupt	davon belichtet		
12	0	3	In allen 3 Keimlingen Nichts.
12	0	3	In 2 Keiml. Nichts; in 1 Keiml. vielleicht ein Spur.
15	0	3	In 2 Keiml. Nichts; in 1 Keiml. wenig.
17	0	1	Nichts.
18	1	1	Eine Spur.
19	0	1	Nichts; vielleicht eine Spur.
19½	2½	1	Etwas, aber nicht viel.
21	1	1	Eine Spur.
22	0	1	Nichts; vielleicht eine Spur.
22	0	3	In allen 3 Keiml. Etwas; aber wenig.
23	3	1	Ziemlich Viel.
24	5	1	Ziemlich Viel.

Alter der Keimlinge in Tagen		Zahl der untersuchten Keimlinge	Befund an Hypochlorin.
überhaupt	davon belichtet		Es war vorhanden:
26	0	6	In 4 Keiml. Nichts; in 2 Keiml. Etwas.
26	7	4	In allen 4 Keiml. Sehr Viel.
28	0	1	Eine Spur.
28	0	3	In 2 Keiml. Nichts; in 1 Keiml. Wenig.
28	8	1	Sehr Viel.
33	11	1	Sehr Viel.
39	0	6	In 3 Keiml. eine Spur; in 3 Keiml. Viel.
39	7	6	In allen 6 Keiml. Sehr viel.

Noch entschiedener als hier bei Pinus picea findet man das Hypochlorin in 4 Wochen alten reinen Finsterkeimlingen von Pinus maritima. Es lässt sich daher durchaus nicht leugnen, dass das Hypochlorin in den Keimlingen der Gymnospermen, gerade so wie auch der Chlorophyllfarbstoff, im Finstern entsteht. Beide Körper zeigen in ihrr Bildung auch hier das gleiche Entwickelungsverhältniss, wie im Lichte in den Keimlingen der Angiospermen; das Ergrünen eilt scheinbar der Hypochlorinbildung weit voran, denn bemerkenswerthe Mengen desselben finden sich in der Mehrzahl der Keimlinge erst, wenn sie älter — etwa 4 bis 5 Wochen alt — geworden sind, und nachdem sie bereits lange vorher in allen Theilen tief ergrünt sind.

Ferner aber zeigen trotzdem die Parallel-Versuche mit belichteten und unbelichteten Finsterkeimlingen auch hier deutlich genug, dass das Licht einen fördernden Einfluss auf die Hypochlorinbildung ausübt.

Das Verhalten der Gymnospermen-Keimlinge lässt sich daher keineswegs gegen die Hypothese verwerthen, dass das Hypochlorin in der Assimilation gebildet wird. Die Entstehung desselben in den Finsterkeimlingen der Gymnospermen kann die unbestreitbare Thatsache nicht entkräften, dass seine Bildung bei den Angiospermen und bei den erwachsenen Gymnospermen eine unzweideutige Lichtwirkung ist. Ebensowenig, wie man aus dem Ergrünen der Finsterkeimlinge der

Gymnospermen schliessen darf, dass das Licht überhaupt ohne Einfluss auf Chlorophyllbildung ist.

Man wird nur zugeben dürfen, dass in den Keimlingen der Gymnospermen Verhältnisse obwalten, welche hier die Entstehung des Hypochlorins auch ohne Assimilation im Stoffwechsel ermöglichen. Die Erklärung liegt nahe, dass in die Samen der Gymnospermen schon aus der Mutterpflanze eine Substanz — vielleicht ein aetherisches Oel — übergeht, aus welchem bei der Entwickelung der Keimlinge das Hypochlorin entstehen kann.

Welcher Körper immer im Assimilationsvorgange gebildet wird, es ist ja nicht ausgeschlossen, dass derselbe auch im Stoffwechsel der Pflanze aus seinen eigenen Abkömmlingen regenerirt werden kann. Für alle näheren Bestandtheile der Gewächse ist dies doch ohnedies der Fall. Und in Bezug auf seine Entstehung zeigt sich das Hypochlorin schon strenger an die Assimilation gebunden, als jeder andere nähere Bestandtheil des Pflanzenkörpers, der hier in Frage kommen kann, denn aus der ganzen Reihe der Stoffe, die im Chlorophyllapparat vorkommen ist es — wieder neben dem Chlorophyllfarbstoff — der einzige, welcher in den *Angiospermen* ohne Licht nicht entstehen kann.

[illegible]



ziehungen als zum Chlorophyllfarbstoff. Diese sind so gross, dass ich bei meinen ersten Untersuchungen über diesen Körper geneigt war, die Hypochlorinbildungen als künstliche Producte anzusehen, welche durch die angewendeten Reagentien aus dem Farbstoff erzeugt würden. Ich habe diese Vorstellung erst fallen lassen, nachdem sie durch die zahlreichen Beobachtungen und Versuche, die ich hier und schon früher[1]) mitgetheilt habe, sich als ganz unhaltbar erwies. Das beständige gemeinsame Auftreten von Hypochlorin und Farbstoff und ihre ungemein schwierige Trennung von einander kann nun der schon oben berührten Vermuthung Raum geben, dass möglicher Weise ein genetischer Zusammenhang zwischen beiden existirt und diese Vermuthung muss hier noch zum Schluss mit einigen Worten berührt werden, obgleich sich Positives hierüber bis jetzt nicht feststellen lässt.

Die Thatsache, dass das Hypochlorin stets nur im Chlorophyllkörper gefunden wird, erklärt sich freilich auch ohnedies schon daraus, dass es ein Product der Chlorophyllkörper ist und zugleich aus der Function des Farbstoffes, denn das Bestehen des Hypochlorins im Lichte ist ja vom Vorhandensein des Farbstoffes abhängig.

Trotzdem sind doch die übereinstimmenden Entstehungsbedingungen beider Körper sehr auffallend; besonders aber ihre gemeinsame Bildung im Finstern in den Gymnospermenkeimlingen, weil ja die Existenz beider Körper sonst überall vom Lichte abhängig ist. Dies legt die Annahme eines gemeinsamen oder doch eines zusammenhängenden Ursprunges in den Gymnospermenkeimlingen sehr nahe. Besteht nun ein solcher Zusammenhang, und würde etwa der Chlorophyllfarbstoff aus dem Hypochlorin entstehen, so müsste derselbe gleichfalls zu den Assimilationsproducten gerechnet werden.

Dies Letztere ist nun keineswegs undenkbar und dies wünsche ich gegenüber den jetzigen Behauptungen hier noch schliesslich hervorzuheben.

Die Gründe, die man gegen die Möglichkeit der Entstehung des Chlorophyllfarbstoffes in Folge der Assimilation angeführt hat, können nicht als Gegenbeweise gelten.

Die Annahme, dass der Chlorophyllfarbstoff eine Voraussetzung und eine Bedingung der Assimilation ist, glaube ich in diesem Auf-

---

1) Monatsb. d. Berl. Acad. d. Wiss. November 79.

satze genugsam widerlegt und die Function, die er in der Pflanze wirklich ausübt, erwiesen zu haben.

Das Ergrünen der Gymnospermenkeimlinge im Finstern und die Bildung von Chlorophyll in sogenannten kohlensäurefreien Räumen sind hier ebenso wenig stichhaltig, wie gegenüber der Annahme, dass das Hypochlorin Product der Assimilation ist.

Die Behauptung, dass das Ergrünen der Gewächse früher stattfindet, als die Assimilation, habe ich bereits oben auf eine missverständliche Auffassung der Erscheinung zurückgeführt.

Man kann sich kaum dem unmittelbaren Eindrucke entziehen, welcher das Ergrünen der Gewächse als eine der nächsten Folgewirkungen der Assimilation erscheinen lässt.

Der Zeitpunkt des bemerkbaren Ergrünens fällt merkwürdig nahe zusammen mit der frühesten Entwickelung von Sauerstoff aus den Geweben. Und doch muss ja nothwendig nach Allem, was ich hier dargelegt habe, die Assimilation schon früher beginnen, als die Sauerstoff-Abgabe der Gewebe zur Beobachtung gelangt.

Wo Licht auf die Pflanze wirkt, entsteht gemeinsam Hypochlorin und Chlorophyll.

Im Sinne der Theorie der Chlorophyllfunction, die ich hier aufgestellt habe, erscheint das Ergrünen der Gewächse als eine natürliche Anpassung für das Bedürfniss der Grösse der Assimilation. Die Entstehung eines schützenden Farbstoffes aus dem Hypochlorin, dessen Ansammlung im Lichte die nützliche Wirkung der Assimilation ist, würde diesem Bedürfnisse der Pflanze in einfacher und naheliegender Weise entsprechen.

VII. Genauere Beschreibung einer Anzahl micro-photochemischer Versuche im intensiven Sonnenlicht und ihrer Resultate.

Die folgenden Notizen sollen über die Ausführung und die Resultate meiner Versuche speziellere Angaben bringen und können als Belege für dieselben gelten. Sie sind in der Form wiedergegeben, wie ich sie während der Versuche unmittelbar niedergeschrieben habe.



Ich habe aus der ganzen Reihe meiner Versuche nur einige ausgewählt. Vorzugsweise fortlaufende Versuchsreihen, bei denen die Sonne während der ganzen Dauer der vergleichenden Versuche beständig unbewölkt blieb und bei denen daher die Intensität der Beleuchtung und die specifische Energie der Versuchsobjecte in den Parallel-Versuchen als gleich angesehen werden durfte.

Die in den Versuchen wirksamen farbigen Sonnenbilder wurden durch Einschaltung farbiger Flüssigkeiten erzeugt, deren optische Concentration durch die Spectra der betreffenden Sonnenbilder ersichtlich wird, die auf Taf. XXVI. Fig. 1 abgebildet sind.

Für die farbigen Sonnenbilder wurden folgende Lösungen benutzt:

für die rothen — Jod in Schwefelkohlenstoff,
für die gelben — Kalibichromat,
für die grünen — Chlorkupfer,
für die blauen — Schwefelsaures Kupferoxyd-Ammoniak.

Bei den Versuchen ist jedesmal durch Hinweis auf das betreffende Spectrum der Fig. 1 Taf. XXVI. die Farbe des wirksamen Sonnenbildes näher bezeichnet.

Erste Versuchsreihe. Versuche mit verschiedenfarbigen concentrirten Sonnenbildern in atmosphärischer Luft.

A. Spyrogyra crassa; 29. IX. 78. 2 Parallel-Versuche in Blau und Roth.

Versuchsobject in beiden folgenden Versuchen derselbe im Winkel (√) gebrochene Faden mit einem längeren und einem kürzeren Schenkel.[1]

---

1) Für die Fälle, wo keine Wirkung erfolgt, wie z. B. im Roth und in Wasserstoff, oder wenn man mehrere Versuche nacheinander unter verschiedenen Umständen machen will, ist es wichtig, die Zellen, die insolirt werden, vorher zu bezeichnen, weil man sie sonst gar nicht wiedererkennt. Ein einfaches Mittel, welches ich bei den Fadenalgen anwandte, ist folgendes: ich habe den Faden jedesmal leicht mit einer Staarnadel eingeknickt und knieförmig im Winkel gebogen (√). Indem ich die Schenkel des Winkels hierbei verschieden lang nahm und die einzelnen Zellen immer vom Scheitel des Winkels aus zählte, konnte ich stets mehrere Versuche unter verschiedenen Umständen, z. B. bei verschiedenfarbigem Lichte oder in verschiedenen Gasen an verschiedenen Zellen desselben Fadens anstellen, ohne in einen Irrthum über die zu den verschiedenen Versuchen benutzten Zellen zu verfallen und ohne dass es nöthig wurde, den Versuchsfaden in der Gaskammer nach jedem Versuche zu erneuern.

Versuch 1: in Blau.

Blau I., Lichtschwach, Spectrum ι, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 7, 8, 9 des kurzen Schenkels.

Insolation: 5 Minuten { von 9 U. 40 M. / bis 9 U. 45 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Kräftige Wirkung. Chlorophyllbänder der getroffenen Zellen vollständig entfärbt.
Körnchenbewegung sistirt.
Centralplasma blasig angeschwollen.
Cytoblast zuerst noch mittelpunktständig, kurz darauf deplacirt.
Plasmastränge zerrissen. Zelle todt.

Versuch 2: in Roth.

Roth II., Lichtstark, Spectrum δ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 20, 21, 22 des langen Schenkels.

Insolation: 7 Minuten { von 9 U. 51 M. / bis 9 U. 58 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Keine Spur von Wirkung, weder sogleich noch später; Farbe, Form, Anordnung und Beschaffenheit der Zellinhalte vollkommen erhalten.

B. Spirogyra jugalis; 6. V. 79.; 4 Parallel-Versuche in Grün, Roth und Blau.

Versuchsobject in den folgenden 4 Versuchen derselbe im Winkel gebrochene Faden mit einem längeren und einem kürzeren Schenkel.

Versuch 3: in Grün.

Grün III., Lichtstark, Spectrum ϑ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 19 und 20 des langen Schenkels.

Insolation: 5 Minuten { von 1 U. 15 M. / bis 1 U. 21 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Starke Wirkung.
Chlorophyllbänder in beiden insolirten Zellen fast vollständig entfärbt.
Contraction der Bänder eingetreten.
Centralplasma blasig angeschlossen.
Kurze Zeit nach Beendigung des Versuches Cytoblast schon deplacirt. Plasmastränge zerrissen. Zelle todt.

Versuch 4: in Roth.

Roth II., Lichtstark, Spectrum δ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 17 und 18 des kurzen Schenkels.

Insolation: 10 Minuten { von 11 U. 28 M. / bis 11 U. 38 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Keine Spur von Wirkung.

Chlorophyllbänder in Farbe, Form und Lage erhalten.

Körnchenbewegung erhalten.

Cytoblast, Centralplasma, Plasmastränge in unveränderter Lage und Beschaffenheit.

Auch einige Stunden später zeigen die insolirten Zellen sich in Farbe, Lage und Beschaffenheit ihres Inhaltes völlig unverändert und normal.

Versuch 5: im Roth.

Roth II., Lichtstark, Spectrum δ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 3 und 4 des langen Schenkels.

Insolation: 14 Minuten { von 11 U. 48 M. / bis 12 U. 2 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Keine Spur von Wirkung, weder auf Farbe der Bänder noch auf Cytoblast, Centralplasma, Plasmastränge und Körnchenbewegung.

Auch später macht sich — ganz wie im Versuch 4 — keine Wirkung bemerkbar. Die insolirten Zellen bleiben grün und normal.

Versuch 6: im Blau.

Blau II., Lichtstark, Spectrum α, Taf. XXVI.

Insolation: 6 Minuten { von 12 U. 10 M. / bis 12 U. 16 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Kräftige Wirkung. Chlorophyllbänder entfärbt; Centralplasma und Cytoblast blasig angeschwollen und deplacirt. Plasmastränge gerissen theils verschwunden. Zelle todt.

C. Spirogyra jugalis: 12. V. 79.: 3. Parallel-Versuche im Roth und Grün.

Versuchsobject in den folgenden 3 Versuchen derselbe im Winkel gebrochene Faden mit einem längeren und einem kürzeren Schenkel.

Versuch 7: im Roth.

Roth II, Spectrum δ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 4 und 5 des längeren Schenkels.

Insolation: **16** Minuten { von 11 U. 23 M. / bis 11 U. 39 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung; Farbe, Anordnung, Cytoblast, Plasmastränge u. s. w. Alles in der Zelle vollkommen normal. Auch später bleibt die Zelle unverändert.

Versuch 8: im Grün.

Grün II., lichtschwaches Grün, Spectrum η, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 15 und 16 des kurzen Schenkels.

Insolation: **7** Minuten { von 11 U. 49 M. / bis 11 U. 56 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Kräftige Wirkung, Chlorophyllbänder entfärbt. Centralplasma mit Cytoblast blasig geschwollen, deplacirt. Plasmastränge zerrissen. Zelle todt.

Versuch 9: im Roth.

Roth II., Lichtstarkes Roth, Spectrum δ, Taf. XXVI. Im Sonnenbilde liegen Zelle 2 und 3 des kurzen Schenkels.

Insolation: **20** Minuten { von 12 U. 3 M. / bis 12 U. 23 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine deutliche Wirkung.

Chlorophyllbänder in Farbe, Form, Lage erhalten. Ordnung, Centralplasma, Cytoblast, Plasmastränge in Form, Lage, Beschaffenheit unverändert.

Aber Körnchenbewegung sistirt.

2 Stunden später zeigen sich diese 20 Minuten lang dem concentrirten hellen Roth ausgesetzten Zellen völlig gesund und in jeder Beziehung normal. Auch die Körnchenbewegung ist zurückgekehrt. Die Zellen bleiben auch später grün und normal.

D. Nitella flexilis: 14. V. Nr. 2 Parallel-Versuche in Grün und Roth.

[illegible] Zellen a und b [illegible] Fig. 4 Taf. XX[illegible]

Versuch 10: im Grün.

Grün III., Spectrum [illegible], Taf. XXVI. Das Sonnenbild trifft ungefähr die Mitte der Zelle a.

Insolation: **3** Minuten { von [illegible] M. / bis [illegible] M. } Sonne beständig klar.



Resultat: Starke Wirkung. Entfärbung bedeutend aber nicht vollständig an der insolirten Stelle.

Bewegung vollständig erhalten, normal. Anordnung der Chlorophyllreihen überall erhalten.

Nach mehreren Tagen (Fig. 5 Taf. XII.) ist die Zelle noch vollkommen normal. Anordnung der Chlorophyllkörper-Reihen und Indifferenzstreifen völlig erhalten und normal; ebenso geht die Bewegung lebhaft und normal in einem Kreisstrom durch die ganze Zelle.

Die entfärbten Chlorophyllkörper der insolirten Stelle haben sich aber von der Wand abgelöst, sind in die Stromebene gefallen und bewegen sich gleich den übrigen Inhaltskörpern des Schlauches durch die ganze Strombahn der Zelle auch durch die insolirte Stelle hindurch.

Eine Neubildung von Chlorophyllkörpern findet an dieser Stelle auch nach Monaten nicht mehr statt, obgleich die Schläuche in diesem Zustande sich Monate lang lebendig und normal erhalten können.

Versuch 11: im Roth.

Roth II., Spectrum δ, Taf. XXVI. Das Sonnenbild trifft ungefähr die Mitte der Zelle b Fig. 4 Taf. XII.

Insolation: **16** Minuten { von 1 U. 28 M. / bis 1 U. 48 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Spur von Wirkung irgend einer Art; Farbe der getroffenen Stelle, Chlorophyllkörner, Ordnung und Bewegung der Zelle völlig erhalten.

E. Nitella flexilis; 24. V. 79.; 4 Parallel-Versuche im Grün, Gelb, Blau und Roth.

Versuchsobjecte in den folgenden 4 Versuchen sind wieder möglichst gleichartige Endsegmente fructificirender Blätter desselben Sprosses.

Versuch 12: im Grün.

Grün III., Spectrum ϑ, Taf. XXVI.

Insolation: **5** Minuten { von 7 U. 42 M. / bis 7 U. 47 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 13: im Gelb.

Spectrum ε, Taf. XXVI.

Insolation: **5** Minuten { von 7 U. 52 M. / bis 7 U. 57 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 14: im Blau.

Spectrum ι, Taf. XXVI.

Insolation: 5 Minuten { von 8 U. — M. / bis 8 U. 5 M. } Sonne beständig klar.

Resultat in allen 3 Versuchen mehr oder weniger starke Wirkung; Entfärbung der insolirten Stelle; Schwächung des Stromes und später Tod der Zelle. Dagegen im:

Versuch 15: im Roth.

Spectrum δ, Taf. XXVI.

Insolation: 15 Minuten { von 8 U. 41 M. / bis 8 U. 56 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Spur von Wirkung, weder sogleich noch später. Die insolirte Stelle bleibt grün; Ordnung und Bewegung in der Zelle völlig erhalten.

F. Nitella mucronata; 18. VIII. 80.; 4 Parallel-Versuche im Grün und Blau.

Versuchsobjecte sind Blattsegmente von Blättern desselben Quirls von gleichen Dimensionen.

Segmente in den ersten 2 Versuchen 2,5 mm lang, 0,12 mm dick

Versuch 16: im Blau.

Blau I., lichtschwach, Spectrum ι, Taf. XXVI.

Insolation: $5^1/_2$ Minuten { von 10 U. 24 M. / bis 10 U. $29^1/_2$ M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Wirkung stark. Entfärbung stark, nicht ganz vollständig.

Bewegung sistirt.

Ordnung erhalten.

Später: Bewegung kehrt nicht zurück. Desorganisation beginnt.

Versuch 17: im Grün.

Grün I., lichtschwach, aber lichtstärker als Blau I., Spectrum ζ, Taf. XXVI.

Insolation: 8 Minuten { von 10 U. 39 M. / bis 10 U. 47 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Wirkung schwach. Entfärbung schwach, nicht ausgedehnt.

Bewegung erhalten.

Ordnung erhalten.

Später: Bewegung und Ordnung erhalten; die Zelle bleibt leben.

Segmente in den folgenden 2 Versuchen 5,0 mm lang und 0,15 mm dick.

Versuch 18: Im Grün

wieder dasselbe Grün I. wie in Versuch 17.

Insolation: 6 Minuten { von 11 U. 25 M. / bis 11 U. 31 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Wirkung gering; Entfärbung schwach.
Bewegung völlig erhalten.
Ordnung erhalten; die Chlorophyllkörper der getroffenen Stelle nehmen Profilstellung an.
Die Zelle bleibt leben.

Versuch 19: Im Blau

wieder dasselbe Blau I. wie im Versuch 16.

Insolation: 6 Minuten { von 11 U. 34 M. / bis 11 U. 40 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Wirkung stark; Entfärbung ausgedehnt, vollständig. Bewegung äusserst schwach. Ansammlung unregelmässiger Protoplasmaballen an der insolirten Stelle.
Später: Bewegung völlig sistirt. Beginnende Desorganisation.

Zweite Versuchsreihe: Parallel-Versuche mit concentrirten Sonnenbildern in verschiedenen Gasen.

Die Versuchsobjecte hängen bei diesen Versuchen im Wassertropfen am Deckglase in der Gaskammer, durch welche die Gase geleitet werden. —

A. Spirogyra crassa; 9. X. 78., 4 Parallel-Versuche in atmosphärischer Luft und Wasserstoff.

Versuchsobject in allen 4 Versuchen derselbe im Winkel gebrochene Faden mit einem langen und einem kurzen Schenkel.

Alle 4 Versuche in vollem weissem Licht ohne Einschaltung von farbigen Mitteln. —

Versuch 20: in atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 3 und 4 des langen Schenkels.

Insolation: 4 Minuten { von 9 U. 51 M. / bis 9 U. 55 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Ausgedehnte Wirkung, die sich sogar, wie im weissen Licht öfter, auch auf die nächsten benachbarten Zellen erstreckt (Taf. XI. Fig. 3).

Chlorophyllbänder in den Zellen c d e vollständig; in b und f zum Theil entfärbt.

Centralplasma mit dem Cytoblasten blasig angeschwollen, deplacirt. —

Plasmastränge abgerissen, verschwunden, hier und da Reste derselben mit den entstandenen Protoplasma-Knoten an dem angeschwollenen Centralplasma (Fig. 10 Taf. XI).

Durch die Gaskammer wird nun, ohne sie zu öffnen von 9 Uhr 57 Minuten an ununterbrochen bis nach Beendigung der beiden folgenden Versuche Wasserstoff geleitet.

Versuch 21: In Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 5 und 6 des kurzen Schenkels.

Insolation: 8 Minuten { von 10 U. 4 M. / bis 10 U. 12 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Keine Spur von Wirkung unmittelbar nach der Einwirkung des intensiven weissen Lichtes. —

Chlorophyllbänder in Farbe, Form und Lage erhalten. Anordnung des Zellinhalts: namentlich Centralplasma, Cytoblast und Plasmastränge ungestört. —

Später — nach mehreren Stunden — sind jedoch hier und da geringe Störungen an den insolirten Zellen bemerkbar z. B. entstehende Anschwellungen oder Plasmaknoten an den Plasmasträngen (Fig. 9 Taf. XI.), jedoch ohne weitergehende Störung, namentlich bleibt die Farbe der Bänder und die Anordnung im Zellinhalte vollständig erhalten.

Versuch 22: In Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 20 und 21 des langen Schenkels.

Insolation: 9 Minuten { von 10 U. 16 M. / bis 10 U. 25 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat[1]): Keine Spur von Wirkung, wie im Versuche 21 zeigt sich unmittelbar nach Einwirkung des concentrirten weissen Sonnenbildes in den insolirten Zellen, Nichts geändert. Farbe, Anordnung etc. erhalten. —

Später, nach mehreren Stunden, zeigen sich widerum, wie dort, geringe Störungen in den Plasmasträngen und auch hier und da an den Auszackungen der Chlorophyllbänder.

Es wird jetzt wieder atmosphärische Luft durch die Gaskammer gezogen.

Versuch 23: In atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 15 + 16 des kurzen Schenkels.

Insolation: 3 Minuten { von 10 U. 27 M. / bis 10 U. 30 M. } Sonne beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Ausgedehnte Wirkung, wie im Versuche 20, die sich auch auf die Zellen 14 und 17 desselben Schenkels erstreckt. —

Chlorophyllbänder vollständig entfärbt.

Centralplasma mit Cytoblast blasig angeschwollen, deplacirt. —

Plasmastränge zerrissen, verschwunden; Zelle todt.

B. Spirogyra jugalis 12. IX. 79., 2 Parallel-Versuche in atmosphärischer Luft und Wasserstoff.

Versuchsobject in beiden folgenden Versuchen derselbe im Winkel gebrochene Faden mit einem kurzen und einem langen Schenkel.

---

1) In manchen Versuchen zeigen sich auch im Wasserstoff geringe Störungen, wie z. B. in den beiden oben angeführten Versuchen, die ich auch deshalb hier besonders ausgewählt habe. Solche Störungen zeigen sich jedoch nur bei lang andauernder Exposition, oder bei Anwendung von Sonnenbildern, die eine bedeutende Wärme im Wassertropfen entwickeln können, oder auch in Fällen, in welchen die Durchleitung des Wasserstoffes durch die Gaskammer vor Beginn des Versuches nur kurze Zeit — einige Minuten — gewährt hat. Es sind daher diese Störungen theilweise auf Wärmewirkung, theilweise auf noch in der Gaskammer zurückgebliebene Spuren von Sauerstoff zurückzuführen.

Beide Versuche in demselben grünen Sonnenbilde, Grün III. Sp um 9. Taf. XXVI.

Durch e Gaskammer, in welcher der Faden liegt, wird von 12 Uhr Vasserstoff geleitet. —

Versuch 24: In Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 6, 7 und 8 des langen Schenkels

Inso ion: 20 Minuten { von 12 U. 35 M. / bis 12 U. 55 M. } Sonne eine Minute lang während der Exposition von 12 U. 40 M. bis 12 U. 41 M. ein wenig verschleiert; sonst von 12 U. 35 M. bis 12 U. 40 M. und von 12 U. 41 M. bis 12 U. 55 M. beständig klar, unbewölkt.

Resultat: Keine rkung. In allen 3 insolirten Zellen Chloropl rbe, Form und Lage voll- des Zellinhalts, namentlich astränge ungestört. toplasmasträngen erhalten. nden nach dem Versuche und am folgenden ge ze sich die insolirten Zellen des Fadens v r Farbe erhalten. —

Um 1 Uhr wird atmosp rische Luft durch die Gaskammer gezogen.

Versuch 25: In atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen jetzt Zelle 3, 4 und 5 des hurzen Schenkels.

Insolation: 5 Minuten { von 1 U. 5 M. / bis 1 U. 10 M. } Sonne klar, unbewölkt.

Resultat: Vollständige Wirkung. Chlorophyllbänder entfärbt; Centralplasma mit Cytoblasten blasig angeschwollen, deplacirt; Plasmastränge geronnen und theils gerissen. Zelle todt.

C. Nitella flexilis. 30. V. 79. (Taf. XIII. Fig. 1). 2 Parallel-Versuche in atmosphärischer Luft und Wasserstoff.

Versuchsobject die beiden Enzellen (a und b) desselben gabligen Fruchtblattes. Beide Versuche im grünen Sonnenbilde, erzeugt durch Einschaltung derselben dicken grünen Glasscheibe über der Linse.

Durch die Gaskammer, in welcher das Präparat liegt, wird ununterbrochen von 11 Uhr 32 Minuten an Wasserstoff geleitet.

Versuch 26: In Wasserstoff.

Das Sonnenbild trifft die Zelle a Fig. 1 Taf. XIII. ungefähr in der Mitte. —

Insolation: **20** Minuten { von 12 U. 15 M. / bis 12 U. 35 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Spur von Wirkung. Farbe, Ordnung und Bewegung in der Zelle sind an den insolirten und den nicht insolirten Stellen völlig erhalten. —

Nach dem Versuche wird atmosphärische Luft durch die Gaskammer gezogen.

Versuch 27: In atmosphärischer Luft.

Versuchsobject ist jetzt die Mitte der Schwesterzelle b Fig. 1 Taf. XIII.

Insolation: **7** Minuten { von 12 U. 42 M. / bis 12 U. 49 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Kräftige Wirkung: Die insolirte Mitte der Zelle völlig entfärbt; die Bewegung gestört; das Plasma in der Mitte angesammelt. Es entsteht ein in sich geschlossener Kreisstrom unterhalb der getroffenen Stelle der von der Basis der Zelle bis zu der entfärbten Mitte reicht. — Die nicht entfärbten Chlorophyllkörper im oberen Theile fangen später zu quellen an. —

D. Spirogyra crassa. 30. X. 79., 4 Parallel-Versuche in atmosphärischer Luft, in Wasserstoff und in einem Gemenge von Wasserstoff und Kohlensäure.

Versuchsobject in allen 4 folgenden Versuchen derselbe im Winkel gebrochene Faden mit einem kurzen und einem langen Schenkel.

Alle 4 Versuche in demselben grünen Sonnenbilde, erzeugt durch eine Chlorkupferlösung. Grün III. Spectrum ϑ. Taf. XXVI.

Die Durchleitung von reinem Wasserstoff durch die Gaskammer beginnt von 9 Uhr 30 Minuten und dauert ununterbrochen bis nach dem dritten Versuche (Vers. 30) fort.

Versuch 28: Im reinen Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 18 und 19 des langen Schenkels.

Insolation: 7 Minuten { von 9 U. 35 M. / bis 9 U. 42 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung. Chlorophyllbänder nicht entfärbt, Centralplasma, Cytoblast, Protoplasmastränge völlig ungestört. Alles in Ordnung.

Es wird jetzt ohne Unterbrechung des Wasserstoffstromes zugleich Kohlensäure durch die Gaskammer geleitet.[1])

Versuch 29: In einem Gemenge von Wasserstoff und Kohlensäure; 1 Blase Kohlensäure auf 20 Blasen Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 2 und 3 des langen Schenkels.

Insolation: 7 Minuten { von 9 U. 53 M. / bis 10 U. 0 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung. Chlorophyllbänder nicht entfärbt; Centralplasma, Cytoblast, Protoplasmastränge in normaler unveränderter Beschaffenheit; nur erscheint der Cytoblast ein klein wenig aus der Mitte gerückt. Alles wesentlich in Ordnung.

Versuch 30: In einem Gemenge von Wasserstoff und Kohlensäure; 1 Blase Kohlensäure auf 10 Blasen Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen jetzt Zelle 13 und 14 des kurzen Schenkels.

Insolation: 10 Minuten { von 10 U. 3 M. / bis 10 U. 13 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung. Chlorophyllbänder nicht entfärbt, vollständig unverändert. Centralplasma, Cytoblast, Protoplasmastränge völlig unverändert in Beschaffenheit und Lage. Alles in Ordnung.

Es wird nun der Strom des Gasgemenges unterbrochen und einmal gewöhnliche atmosphärische Luft durch die Gaskammer gezogen.

---

1) Die Zuleitung der Gase erfolgte durch ein zweiarmiges, mit Hähnen versehenes Glasrohr und die Zufuhr eines jeden Gases konnte durch den Druck desselben und die Stellung der Hähne beliebig regulirt werden.

Versuch 31: In atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen Zelle 3 und 4 des kurzen Schenkels.

Insolation: 7 Minuten { von 10 U. 15 M. / bis 10 U. 22 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Kräftige Wirkung, wie immer in atmosphärischer Luft.

Chlorophyllbänder entfärbt, aber in Lage, Form und Randbildung noch erhalten. —

Centralplasma mit dem Cytoblasten aufgeblasen, losgerissen und deplacirt.

Protoplasmastränge zerrissen, theils zerstört etc.

E. Nitella mucronata. 14. VII. 80., 5 Parallel-Versuche in atmosphärischer Luft und Wasserstoff bei blauen und grünen Sonnenbildern.

Versuchsobjecte in allen folgenden 4 Versuchen waren morphologisch gleichwerthige Blattsegmente ein und desselben in der Gaskammer am Wassertropfen hängenden Präparates von nahezu gleichen Dimensionen; 4 bis 5 mm lang und $\frac{17-18}{96}$ mm dick.

Versuch 32: In atmosphärischer Luft und Blau

Blau II. Spectrum x, Taf. XXVI.

Insolation: 10 Minuten { von 11 U. 56 M. / bis 12 U. 6 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Enorme Wirkung, ausgedehnte und vollständige Entfärbung der insolirten Stelle; Sistirung der Bewegung für immer. Zusammenfallen des Plasmaschlauches. Zerstörung im strömenden Plasma. Quellung der nicht insolirten und demgemäss auch nicht entfärbten Chlorophyllkörper längs der ganzen Zelle. —

Es beginnt nun Durchleitung von Wasserstoff durch die Gaskammer um 12 Uhr 11 Minuten. —

Versuch 33: In Wasserstoff und Blau

Blau II. Spectrum x, Taf. XXVI.

Insolation: 13 Minuten { von 12 U. 39 M. / bis 12 U. 52 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Spur von Wirkung. Chlorophyll an der insolirten Stelle erhalten; Strömung und Ordnung in der ganzen Zelle völlig normal und unverändert. —

Es wird jetzt wieder Luft durch die Gaskammer gezogen.

Versuch 34: In atmosphärischer Luft und Grün.

Das Spectrum dieses grünen Sonnenbildes, durch eine hellere Chlorkupferlösung erzeugt, war noch breiter als Grün III. Taf. XXVI. Es reichte etwa von Wellenlänge 0,00059 bis 0,00044.

Insolation: 7 Minuten { von 1 U. 38 M. / bis 1 U. 45 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Kräftige Wirkung. Chlorophyllkörper der insolirten Stelle entfärbt. Bewegung in der ganzen Zelle sistirt. Plasmaansammlungen an der insolirten Stelle. Ordnung an der Wand und in den Chlorophyllreihen noch erhalten.

Nach einigen Stunden tritt Desorganisation und Zusammenfallen des Plasmaschlauches ein. Die Zelle ist todt.

Es wird nun Wasserstoff von 1 Uhr 47 Minuten an durch die Gaskammer ununterbrochen bis zu Ende des fünften Versuches (Vers. 36) durchgeleitet.

Versuch 35: In Wasserstoff und demselben grünen Sonnenbilde, wie im Versuche 34.

Insolation: 12 Minuten { von 2 U. 20 M. / bis 2 U. 32 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Spur von Wirkung, weder sogleich noch später. — Chlorophyll erhalten, Strömung erhalten; Ordnung erhalten. — Zelle vollkommen intact.

Versuch 36: In Wasserstoff und demselben grünen Sonnenbilde wie in Versuch 34 und 35.

Insolation: 20 Minuten { von 2 U. 36 M. / bis 2 U. 56 M. } Sonne beständig, ganz klar und unbewölkt.

Resultat: Keine Spur von Wirkung, weder sogleich noch später, auch keine thermische Wirkung. Chlorophyll erhalten, Bewegung erhalten; Ordnung erhalten. Zelle vollkommen intact.

F. Nitella, Spirogyra und Oedogonium, 17. VI. 79., 4 Versuche in kohlensäurefreier Luft. Die Versuchsobjecte

im Wassertropfen am Deckglase der Gaskammer lagen in den folgenden 4 Versuchen so nebeneinander, dass in mehreren Versuchen zugleich ein Stück eines Nitella-Schlauches und einer Spirogyra- oder Oedogonium-Zelle im Sonnenbilde lagen.

Die Durchleitung der von Kohlensäure befreiten Luft durch die Gaskammer begann gegen 12 Uhr, etwa eine Stunde vor Beginn des ersten Versuches. Die Luft wurde in einem continuirlichen Strom von einzelnen Luftblasen durch drei mit einander verkoppelte Kaliapparate unmittelbar in die hinter diesen mit kurzem Gummischlauch verbundene Gaskammer gedrückt.

Es wurden 4 unmittelbar hintereinander folgende Versuche mit verschiedenen Zellen angestellt,

Versuch 37: Nitella und Spirogyra. Im Blau
Blau II. Spectrum x, Taf. XXVI.
Insolation: $6^1/_2$ Minuten { von 12 U. $53^1/_2$ M. / bis 1 U. 0 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 38: Nitella und Spirogyra spec. Im Blau
Farbe erzeugt durch ein blaues Glas.
Insolation: 7 Minuten { von 1 U. 4 M. / bis 1 U. 11 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 39: Nitella und Oedogonium spec. Im Grün
Farbe erzeugt durch ein grünes Glas.
Insolation: 7 Minuten { von 1 U. 16 M. / bis 1 U. 23 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 40: Nitella und Spirogyra spec. Im Grün
Grün III. Taf. XXVI.
Insolation: $8^1/_2$ Minuten { von 1 U. 35 M. / bis 1 U. $43^1/_2$ M. } Sonne beständig klar.

Resultat: In allen 4 Versuchen trat ausgedehnte und vollständige Wirkung ein, wie in gewöhnlicher atmosphärischer Luft. Entfärbung der insolirten Stelle. Grössere oder geringere Zerstörungen im Protoplasma; Dislocation des Cytoblasten bei Spirogyra und Zerreissen der Plasmastränge. Vorübergehende oder bleibende Sistirung der Bewegung und Desorganisation in den Nitella-Zellen. —

Bei Beginn des Versuches 40 war bereits etwa 95 Minuten lang ein ununterbrochener Strom von kohlensäurefreier Luft durch die Gaskammer getreten.

G. Mesocarpus scalaris; 26. VI. 80., 5 Parallel-Versuche, 3 in atmosphärischer Luft und 2 in Wasserstoff.

Versuchsobjecte bilden einzelne im Wassertropfen liegende Fäden, die nach zufälligen Merkmalen wieder erkennbar sind. Im Sonnenbilde liegen immer 2—4 Zellen eines geraden Fadenstückes, etwa wie Fig. 5 Taf. XV.

Versuch 41: In atmosphärischer Luft und im Blau

Blau II., Spectrum ϰ, Taf. XXVI.

Insolation: 3 Minuten { von 10 U. 21 M. / bis 10 U. 24 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Starke Wirkung. Die insolirten Zellen entfärbt, todt (a b Fig. 10 Taf. XV.). Der vorher gerade Faden bricht an der insolirten Stelle, indem die insolirten Zellen (a b) sich aus dem Verbande des Fadens und auch unter einander lösen. Die Gerbstoffbläschen in ihnen verschwinden bis auf ihre Umrisse, durch welche die in ihrer Länge contrahirte Chlorophyllplatte einen schaumigen Charakter gewinnt.

Versuch 42: In atmosphärischer Luft und Grün

Grün III., Spectrum ϑ, Taf. XXVI.

Insolation: 3 Minuten { von 10 U. 35 M. / bis 10 U. 38 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Starke Wirkung ungefähr wie im Blau. — Chlorophyllplatte entfärbt; später löst sich auch hier der Zellverband gewöhnlich und die Gerbstoffbläschen, unmittelbar nach dem Versuch noch vorhanden, verschwinden gleichfalls sehr bald. Zelle todt.

Versuch 43: In atmosphärischer Luft und Roth

Roth II., Spectrum δ, Taf. XXVI.

Insolation: 5 Minuten { von 11 U. 2 M. / bis 11 U. 7 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Starke Wirkung (vielleicht aber rein thermische?) Chlorophyll in den insolirten Zellen a. b. c. d. vollständig erhalten (Fig. 11 Taf. XV.); sonst: Chlorophyllplatte stark contrahirt in den insolirten Zellen a. b. c. d. Gerbstoffbläschen verschwinden schnell. Ihre Umrisse bilden mit der zusammengefallenen Hautschicht ein schau-



miges Netz um die contrahirte grüne Platte. Zelle todt.[1])

Versuch 44 u. 45: In Wasserstoff und Grün

Grün III, Spectrum 9, Taf. XXVI.

Diese beiden Versuche mit einem Mesocarpus-Faden in der Gas kammer, durch welche ununterbrochen von 11 Uhr 27 Minuten an Wasserstoff geleitet wurde.

Versuch 44.

Insolation: **10** Minuten { von 12 U. 8 M. / bis 12 U. 18 M. } Sonne beständig klar.

Versuch 45.

Insolation: **12** Minuten { von 12 U. 25 M. / bis 12 U. 37 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: In beiden Versuchen übereinstimmend, unmittelbar nach dem Versuche: Keine Wirkung.

Zellverband
Chlorophyll
Gerbstoffbläschen
Ordnung
} bleiben völlig erhalten; die Zelle erscheint normal.

Später aber zeigt sich in den Zellen des Versuches 45 eine geringe Störung, etwa wie im rothen Licht. Chlorophyll bleibt völlig erhalten, aber Zellverband löst sich und Gerbstoffbläschen verschwinden, während die Zellen des Versuches 44 auch später vollkommen normal und intact bleiben.

H. Tradescantia Sellowi, 8. V. 79. In atmosphärischer Luft.

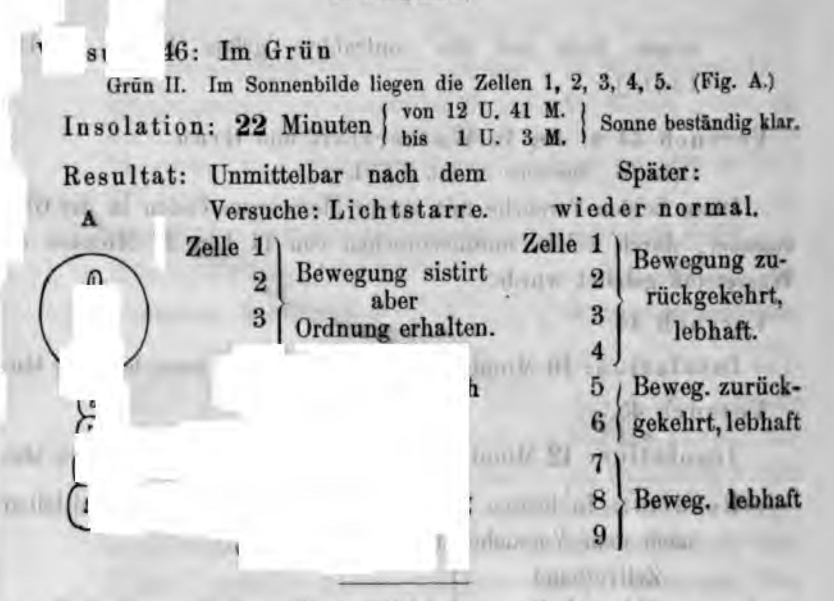
Versuchsobjecte bilden die ins Sonnenbild gebrachten Zellen der Filamenthaare. Sie liegen im Wassertropfen und unter Deckglas.

---

1) Der Unterschied zwischen der Wirkung der rothen einerseits und anderseits der blauen und grünen Sonnenbilder ist bei Mesocarpus ein bedeutender und auffallender.

Im rothen Licht wird die Zelle rasch getödtet, der Zellverband gelöst, die Chlorophyllplatte stark contrahirt und die Gerbstoffbläschen verschwinden, aber der Chlorophyllfarbstoff bleibt intact bestehen (thermischer? Tod).

Im blauen und grünen wird die Zelle auch rasch getödtet; der Chlorophyllfarbstoff wird sofort zerstört; der Zellverband löst sich erst später und ebenso verschwinden die Gerbstoffbläschen erst später (chemischer? Tod).



si 46: Im Grün

Grün II. Im Sonnenbilde liegen die Zellen 1, 2, 3, 4, 5. (Fig. A.)

Insolation: 22 Minuten { von 12 U. 41 M. / bis 1 U. 3 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Unmittelbar nach dem Versuche: Lichtstarre. — Später: wieder normal.

A

Unmittelbar nach dem Versuche		Später	
Zelle 1, 2, 3	Bewegung sistirt aber Ordnung erhalten.	Zelle 1, 2, 3, 4	Bewegung zurückgekehrt, lebhaft.
		5, 6	Beweg. zurückgekehrt, lebhaft
		7, 8, 9	Beweg. lebhaft

1. Tradescantia virginica; 19. VII. 80., 5 Parallel-Versuche, 2 in Wasserstoff und 3 in atmospärischer Luft.

Versuchsobjecte bilden die ins Sonnenbild gebrachten Zellen der Filamenthaare.[1]) Sie liegen in der Gaskammer hängend und unbedeckt im Wassertropfen des Deckglases.

---

1) Die blauen und farblosen Zellen der Filamenthaare der Tradescantien sind schon an und für sich als nicht grüne Zellen im Lichte verhältnissmässig nicht leicht zerstörbar. In lichtschwachen farbigen Sonnenbildern oft selbst in 18—20 Minuten nicht. Ausserdem sind sie Luftorgane und demgemäss, wie alle dem Aufenthalt in atmosphärischer Luft angepasste Pflanzenorgane, nicht geeignet, unter Wasser zu athmen. Die Luftorgane der Landpflanzen sind eben, wie aus meinen Versuchen zur Evidenz hervorgeht, nur in geringem Grade befähigt, sich den Sauerstoff aus lufthaltigem Wasser anzueignen. Sie verhalten sich unter Wasser, auch unter lufthaltigem Wasser, fast so wie im sauerstofffreien Raume. Es gelingt daher unter Wasser nur schwer, diese Zellen im Lichte zu tödten, d. h. man braucht unter Wasser zu ihrer Zerstörung im Lichte unter gleichen Verhältnissen eine bedeutend längere Zeit als bei grünen Zellen von Wasserpflanzen. Die längere Dauer der Versuche kann aber hier wieder wegen der gleichzeitigen unvermeidlichen Wärmewirkungen die Resultate zweideutig erscheinen lassen. Der Erfolg wird nun schneller erreicht und lässt sich besser übersehen, wenn dafür Sorge getragen wird, dass die Haare nicht ganz vom Wasser bedeckt unter Deckglas liegen, sondern wenigstens einseitig mit der Luft in Berührung bleiben. Es treten dann die Differenzen der Wirkung in den verschiedenen Farben und in sauerstoffhaltigen und sauerstofffreien Gasen ebenso deutlich wie an den grünen Zellen der Wasserpflanzen hervor.

Versuch 47. Im Blau (Blau II., Taf. XXVI.) und atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegt das verzweigte Ende[1]) eines Haares mit den Zellen 1, 2, 3, 4, 5. (Fig. B.)

Insolation: 15 Minuten { von 10 U. 15 M. / bis 10 U. 30 M. } Sonne beständig klar.

Resultat:

Sogleich nach dem Versuche: Wirkung schwach.		Später: Wirkung stark.	
Zelle 1, 2, 3, 4, 5	Farbe erhalten. Bewegung sistirt. Ordnung erhalten.	Zelle 1	Farbe zerstört.
		Zelle 2, 3, 4, 5	Die Zellen sind violett geworden. Plasmastränge geronnen od. gerissen. Zellen todt.
6, 7, 8	Farbe erhalten. Ordnung erhalten. Beweg. lebhaft.	6, 7, 8	Farbe erhalten. Ordn. erhalten. Beweg. lebhaft.

B

Versuch 48: Im Weiss und atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen die Zellen r, s, t und v, w, x, y der beiden Haare a und b Fig. 2 Taf. XV. und ein gelbes Pollenkorn.

Insolation: 5 Minuten { von 12 U. 39 M. / bis 12 U. 44 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Sogleich Wirkung stark. Die insolirten Zellen r, s, t, v, w, x, y sind violett geworden und verlieren später ihre Farbe völlig; Protoplasmastränge geronnen, bewegungslos oder gerissen.

Später (Fig. 3 Taf. XV.) Zellinhalt ganz zusammengefallen. Zellen todt.

Das gelbe Pollenkorn behält seine Farbe.

Es wird jetzt von 1 Uhr an ununterbrochen Wasserstoff durch die Gaskammer geleitet.

---

[1]) Um sich bei den Filamenthaaren der Tradescantien das Präpariren derselben für den Versuch zu erleichtern und die Wiedererkennung der insolirten Zellen bei den Versuchen im Wasserstoff zu sichern, ist es gut, die sehr charakteristischen und leicht wiedererkennbaren verzweigten Haare, die sich bei Tr. virginica in vielen Blüthen finden, zum Experiment zu wählen.

Versuch 49: Im Weiss und Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegt das verzweigte Ende eines Filamenthaares mit den Zellen a. b. c. d. e. (Fig. 1 Taf. XV.)

Insolation: **14** Minuten { von 11 U. 24 M. / bis 11 U. 38 M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung. Farbe, Ordnung und Beschaffenheit der Plasmastränge in den Zellen erhalten; nur die Bewegung in denselben ist vorübergehend sistirt; kommt aber nach einiger Zeit wieder. — (Fig. 1 Taf. XV. ist 24 Stunden nach der Einwirkung des concentrirten weissen Lichtes gezeichnet.)

Versuch 50: Im Weiss und Wasserstoff.

Im Sonnenbilde liegen wieder die mittleren Zellen 5, 6, 7 eines Filamenthaares.

Insolation: **15** Minuten { von 1 U. 45 M. / bis 2 U. — M. } Sonne beständig klar.

Resultat: Keine Wirkung. Farbe und Ordnung der Zelle erhalten, nur die Bewegung ist wieder in den insolirten Zellen 5, 6, 7 vorübergehend sistirt; kehrt aber gleichfalls nach einiger Zeit wieder. Noch nach 24 Stunden sind in dem Präparate sämmtliche Zellen des Versuchshaares, auch die insolirten Zellen 5, 6, 7 vollkommen intact. Farbe blau; Ordnung und Plasmastränge normal; Bewegung deutlich und lebhaft.

Es wird jetzt wieder atmosphärische Luft durch die Gaskammer gezogen.

Versuch 51: Im Weiss und atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen e, f, g und die Enden von d und h des Filamenthaares Fig. 4 Taf. 15.

Insolation: **10** Minuten { von 2 U. 20 M. / bis 2 U. 30 M. } Sonne beständig klar.

Resulat: Sogleich sehr starke Wirkung.

Zelle a, b { Farbe blau. Ordnung erhalten.

c, d { Farbe violett. Ordnung gestört. Bewegung sistirt, Zelle todt.



Zelle e, f, g: Farbe nahezu völlig erblasst. Ordnung gestört. Plasmastränge geronnen, zerrissen. Zellen todt.
h: Farbe violett. Inhalt zusammengefallen. Zelle todt.
i, k: Farbe blau. Ordnung und Bewegung vollständig erhalten.

NB. Die Wirkung hat sich hier, wie dies öfter im weissen Lichte, wo bedeutende Zerstreuungskreise vorhanden sind, der Fall ist, über die Grenze des Sonnenbildes hinaus erstreckt.

C

Versuch 52: In Weiss und atmosphärischer Luft.

Im Sonnenbilde liegen die Zellen 3, 4, 5, 6 des Haares a und die Zellen 2, 3 des Haares b. (Fig. C.)

Insolation: 5 Minuten — von 2 U. 50 M. bis 2 U. 55 M. — Sonne beständig klar.

Resultat:		Sogleich.	Später um 4 Uhr.
Haar a	Zelle 1, 2	blau, Bewegung da.	blau. Bewegung, Ordnung erhalten.
	3, 4, 5, 6	violett. Plasmastränge erstarrt. Bewegung sistirt.	entfärbt. Zellen todt.
	7	blau. Beweg. sistirt.	blau. Ordnung erhalten. Bewegung lebhaft.
	8, 9	blau. Bewegung da.	
Haar b	Zelle 1	blau. Beweg. sistirt.	entfärbt. Plasma theilweise zerstört. Zellen todt.
	2, 3	violett. Plasmastränge zerrissen.	
	4	blau. Beweg. sistirt.	
	5, 6	blau. Ordnung und Bewegung erhalten.	blau. Ordnung erhalten. Bewegung lebhaft.

Erklärung der Abbildungen.

Taf. XI. Lichtwirkung auf Pflanzenzellen.

Die farblosen Stellen der Objecte lagen einige Minuten (3—8) im concentrirten Sonnenbilde.

Fig. 1. Spirogyra jug. — h i k Cytoblasten mit Centralplasma und Plasmaknoten der Zellen c d e nach erfolgter Lichtwirkung.

Fig. 2. Spirog. quinina. Lichtwirkung in c und d noch nicht ganz vollendet.

Fig. 3. Spirog. crassa. Die Zellen b und f lagen nicht mehr vollständig im Sonnenbilde.

Fig. 4. Blattzelle von Mnium. a b, Chlorophyllkörner aus derselben mit Jod behandelt.

Fig. 5. Blattzelle von Mnium nach der Lichtwirkung; a b Chlorophyllkörper aus derselben mit Jod behandelt.

Fig. 6. Insolirte Zelle von Spirog. crassa stark vergrössert. Versuch 20.

Fig. 7 und 8. Zelle a und g der Fig. 3 stärker vergrössert.

Fig. 9 und 10. Cytoblasten mit Plasmasträngen und Plasmaknoten aus insolirten Zellen von Spirogyra crassa.

Fig. 11. Fruchtblatt von Nitella flexilis. Die beiden Segmente a und b insolirt; a im gelben, b im blauen Licht.

Die punktirten Kreise deuten den Umkreis des wirkenden Sonnenbildes an.

Fig. 12. Insolirte Stelle a Fig. 11 stärker vergrössert.

Taf. XII. Lichtwirkung auf Pflanzenzellen.

Die farblosen Stellen der Objecte lagen einige Minuten im concentrirten Sonnenbilde. Die punktirten Kreise deuten den Umkreis des Sonnenbildes an.

Fig. 1. Oedogonium grande. $2^1/_2$ Zellen insolirt.

Fig. 2. Nitella, 2 Endsegmente eines Blattes, jedes etwa in der Mitte insolirt.

Fig. 3. Insolirte Stelle aus b Fig. 2 stärker vergrössert, S. 357 u. 364.

Fig. 4. Zwei Endsegmente eines Blattes, jedes etwa in der Mitte insolirt — bei b fehlt der Sonnenkreis — b im rothen Lichte; a im grünen Lichte, vgl. S. 237 und Versuch 10 u. 11.

Fig. 5. Insolirtes Stück aus a Fig. 4 vergl. S. 334, 348 u. 413. Die kleinen und grossen im Strome schwimmenden hellen Blassen mit einem oder zwei dunklen Nabelpunkten an der Peripherie sind noch unbekannte Bildungen im Inhalte des Schlauches.

Fig. 6 und 7. Chlorophyllkörper von insolirten Stellen der Nitella-Schläuche stark vergrössert.

Fig. 8. Durch Licht entfärbte Chlorophyllkörper aus Nitella, theils mit Stärkeeinschlüssen, sehr stark vergrössert.

Taf. XIII. Lichtwirkung im Wasserstoff; auf das wandständige Protoplasma; den Turgor der Zelle. Verhalten der Stärke im Licht. Hypochlorinbildungen bei Cladophora.

Fig. 1. Endsegmente eines Fruchtknotens von Nitella flexilis, jedes etwa in der Mitte insolirt (Versuche 26 und 27 der Beilage). b 7 Minuten im grünen Sor[illegible]de und in Luft. a 20 Minuten im grünen Sonnenbilde und in Wasserstoff.

Fig. 2, 3, 4. Insolirte Spirogyra-Fäden derselben Species.
Fig. 2 gleich nach der Insolation.
Fig. 3 } Nach der Insolation noch mit Jod behandelt; in beiden
Fig. 4 } Fäden waren die Zellen c und d die insolirten.

Fig. 5 und 6. Hypochlorin-Ausscheidungen von Cladophora etwa 8 Tage in Salzsäure (1 : 4).

Fig. 7. Isolirte Hypochlorin-Stäbchen und -Nadeln aus der Cladophora.

Fig. 8. Faden von Spirog. jug. mit 2 insolirten Zellen und zwar Zelle c vollständig, d zur Hälfte etwa bis in die Nähe des Zellkerns im Sonnenbilde insolirt und darauf mit Aninblau behandelt, vergl. S. 362. An dem Rande der Windungen der Zelle d, die bereits ausserhalb des Sonnenbildes lagen, sieht man ausquellende Oel-Vacuolen. f, Cytoblablast aus c.

Fig. 9. Faden von Spirog. jug. die Zellen a b c d einige Minuten insolirt; darauf der ganze Faden mit Jod in Jodkalium behandelt und das überflüssige Jod ausgewaschen, vergl. S. 358 u. 363.

Fig. 10. Insolirter Faden von Spirog. quinina. Im Sonnenbilde lag Zelle d ganz und das angrenzende Stück der Zelle c. Darauf der ganze Faden mit Jod und Jodkalium behandelt; vrgl. S. 358 u. 363.

Fig. 11 und 12. Insolirte und nicht insolirte Windung aus einer Spirogyra-Zelle mit Jod behandelt, stärker vergrössert.

Fig. 13. Erwärmte Windung von Spirogyra crassa mit den Oel-Vacuolen neben den Amylumheerden; vergl. S. 306. Die Farbe der Windung fehlt aus Versehen.

Fig. 14. Stück aus der Zelle c der Fig. 8 stärker vergrössert.

Taf. XIV. Lichtwirkung auf Hypochlorin.

Fig. 1. Faden eines Oedogonium. Die Zellen b c d insolirt, nachher der ganze Faden mit Salzsäure; in den Zellen b c d fehlt das Hypochlorin.

Fig. 2. Endstück eines Fadens von Spirog. crassa. Die Endzelle d lag einige Minuten im Sonnenbilde, die Zelle e nicht, der Sonnenkreis schnitt an der Grenze von d und e ab. Nachher wurde der Faden mit Salzsäure behandelt. Zelle e hat Hypochlorin, Zelle d hat keines.

Fig. 3. Faden von Spirog. jug. Zellen a b c d dem Sonnenbilde ausgesetzt, nachher der Faden mit Salzsäure behandelt. Die Zellen b c haben kein Hypochlorin, die Zellen a und d nur in den Windungen, die schon ausserhalb des Sonnenkreises lagen. Einige dieser letzteren Windungen sind noch grün, haben aber kein Hypochlorin mehr; vergl. S. 360.

Fig. 4. Zwei insolirte Zellen von Spirog. jug. mit Salzsäure behandelt und stärker vergrössert; daneben c der zugehörige Cytoblast.

Fig. 5. Insolirtes Fadenstück von Spirog. jug. Die Zellen c und d lagen ganz, die Zelle b nur zur Hälfte im Sonnenbilde. Die Insolation dauerte nur sehr kurze Zeit; nachher wurde der Faden mit Salzsäure behandelt. Die nicht insolirten Zellen hatten Hypochlorin wie immer; die Windungen der insolirten Zellen waren noch deutlich bis stark grün, hatten aber kein Hypochlorin mehr; nur die Endwindungen der Zelle b, die nicht mehr im Sonnenbilde gelegen hatten, besassen noch Hypochlorin — vergl. S. 361.

Fig. 6 bis 9. Zellen aus dem Mesophyll von Vallisneria spiralis.

Fig. 6 frisch; Fig. 7. Zelle nach 12stündiger Behandlung mit Salzsäure; Fig. 8 Zellen nach 24stündiger Behandlung mit Salzsäure, in der einen Zelle fehlt das Hypochlorin, vgl. S. 301 u. 311; Fig. 9. Zellen nach 6tägiger Behandlung mit Salzsäure; — in allen sind jetzt die Hypochlorinnadeln an mehreren Chlorophyllkörpern entstanden.

Fig. 10. Gewebe aus dem Mesophyll von Vallisneria spiralis, dessen innere Partie (b—b) dem Sonnenbilde ausgesetzt war; die Partie c wurde noch vom Sonnenrand getroffen. Nachher wurde das Gewebe mit Salzsäure behandelt. In den insolirten Zellen fehlte das Hypochlorin, auch dort, wo das Chlorophyll noch nicht zerstört war; vergl. S. 361.

Taf. XV. Lichtwirkung auf nicht grüne Pfanzenzellen und Gerbstoffbläschen.

Fig. 1—4. Filamenthaare von Tradescantia virginica S. 335. Versuche 48—50.

Fig. 1. Die Zellen a b c d e waren 14 Minuten lang im Wasserstoff dem weissen Sonnenbilde ausgesetzt, dessen Umkreis die punktirte Linie anzeigt.

Fig. 2 u. 3. Die nahezu ganz entfärbten und getödteten Zellen r s t und v w x y der insolirten Haare waren 5 Minuten lang in atmosphärischer Luft dem weissen Sonnenbilde im Umkreise der punktirten Linie ausgesetzt. p ein gelbes Pollenkorn der Pflanze, dessen Farbe im intensiven Lichte nicht zerstört wird.

Fig. 4. Ein 10 Minuten lang im concentrirten weissen Sonnenbilde in atmosphärischer Luft insolirtes Haar. Versuch 51.

Fig. 5—11. Mesocarpus scalaris Seite 354, 355, 358, 368.

Fig. 5. Stück eines Fadens mit den Gerbstoffbläschen im frischen natürlichen Zustande.

Fig. 6. Eine Zelle stärker vergrössert.

Fig. 7. Eine Zelle mit Eisenchloridlösung behandelt.

Fig. 8. Eine Zelle mit Millon's Reagenz behandelt, welches zum Nachweis von Gerbstoff, wie andere Metallsalze auch, gleichfalls sehr gut brauchbar ist.

Fig. 9. Gerbstoffbläschen aus Fig. 8 noch stärker vergrössert.

Fig. 10 u. 11. Stücke von Mesocarpus-Fäden im intensiven Licht. Verhalten der Gerbstoffbläschen; Loslösung der insolirten Zellen aus dem Verbande der übrigen Seite 359, 368; Versuche 41, 43.

Fig. 10 im blauen Licht.

Fig. 11 im rothen Licht.

Taf. XVI. Hypochlorin-Bildungen in Oedogonien-Arten (S. 294—300).

Fig. 1. Fäden kurz — einige Stunden — nach Behandlung mit Salzsäure.

Fig. 2—4. Längere Zeit — einige Tage bis mehrere Wochen — nach Behandlung mit der Säure.



Fig. 5—12. Aus den Zellen herauspräparirte Stäbchen; Nadeln und krystallinische Schuppen (Fig. 12) von Hypochlorin stärker vergrössert.

Fig. 5, 10, 11 schon theilweise oder ganz entfärbt.

Taf. XVII. Verhalten von Stärke und Fett im intensiven Licht bei Spirogyren und Hypochlorinbildungen bei Mesocarpus und Spirogyra Weberi.

Fig. 1. Stück eines Fadens von Mesocarpus scalaris 24 Stunden in Salzsäure. Dieser Faden war vor der Behandlung mit Salzsäure 3 Tage lang in völliger Dunkelheit gehalten worden, als Beweis, dass das Hypochlorin im Finstern nicht verschwindet. Die nicht verfinsterten Fäden verhalten sich ebenso.

Fig. 2 u. 3. Stücke von zarten Spirogyra-Arten 2 Tage in Salzsäure.

Fig. 4 u. 5. Spirogyra Weberi photochemisch im concentrirten Sonnenlichte getödtete Zellen, dann mit Jod in Jodkalium behandelt; in Fig. 4 wurde endlich das überflüssige Jod wieder ausgewaschen.

Die Stärke in den Amylumheerden und die Fetttropfen am Rande der Bänder sind vollständig erhalten. Seite 358 und 359.

Taf. XVIII. Hypochlorinbildungen in Spirogyren.

Fig. 1. 28 Stunden nach Behandlung mit Salzsäure, Hypochlorinbildungen mehr in Form gewundener Stäbchen.

Fig. 2. 6 Tage nach Behandlung in Salzsäure. Hypochlorinbildungen mehr in Form von spitzigen Nadeln.

Fig. 3. 8 Tage in Salzsäure gelegen.

Fig. 4 und 5. Aus den Zellen herauspräparirte Nester von Hypochlorin-Stäbchen und Nadeln.

Taf. XIX. Hypochlorin-Ausscheidungen bei Phanerogamen nach 24stündiger Behandlung der Gewebe mit Salzsäure.

Fig. 1 u. 2 von Taxus barcata; Fig. 2 frei aus den Zellen herauspräparirte Chlorophyllkörper mit den Hypochlorin-Ausscheidungen.

Ftg. 3 von Callitriche.

Fig. 4 von Heliconia farinosa.

Fig. 5 von Tilia Europaea.

Fig. 6 von Ampelopsis quinquefolia.

Taf. XX. Hypochlorin-Bildungen; Tropfen, Fäden, Stäbchchen und Nadeln von verschiedenen Pfanzen.

Fig. 1 und 2. Selaginella spec. 5 Monate in Salzsäure (1 : 4), schon nach 1 bis 2 Tagen sind die Fäden oft da.

Fig. 3. Aus dem Mesophyll von Musa rosacea 6 Monate in Salzsäure (1 : 4).

Fig. 4. Blattzelle von Elodea canadensis 5 Monate in Salzsäure (1:4).

Fig. 5. Zellen von Ulothrix in Zoosporen-Theilung 4 Wochen in Salzsäure (1:4).

Fig. 6 und 7. Zellen aus dem Stamm und den Aesten einer Draparnaldia 4 Wochen in Salzsäure (1:4).

Fig. 8. Aus dem Blattgewebe einer Begonia 5 Monate in Salrsäure (1.4).

Fig. 9. Aus dem Blattgewebe von Zostera marina, 24 Stunden in Salzsäure (1:4) gelegen, dann 11 Monate im Präparat im Wasser.

Fig. 10. Aus dem Blattgewebe vom Epheu, 5 Monate in Sälzsäure (1:4).

Taf. XXI. Hypochlorin-Bildungen bei Chara und Nitella. Verhalten zum Entwickelungsalter der Chlorophyllkörper.

Fig. 1 und 2. Stücke einer Bractee von Chara fragilis, 8 Tage in Salzsäure (1:4).

Fig. 3. Herauspräparirte Hypochlorinstäbchen, die bereits entfärbt sind.

Fig. 4 bis 9. Nitella flexilis. Entwickelungsverhältniss des Hypochlorins in verschiedenen Alterszuständen der Chlorophyllkörper.

Fig. 4c jugendliche Chlorophyllkörper aus einer Bractee entsprechend dem Entwickelungsalter 4a und 4b.

Fig. 5b } Fig. 6b } etwas ältere Chlorophyllkörper aus noch wachsenden Bracteen entsprechend dem Entwickelungsalter 5a und 6a.

Fig. 7. Chlorophyllkörper aus der erwachsenen Bractee, die schon deutliche Stärkeeinschlüsse enthalten.

Fig. 8. Chlorophyllkörper aus einer alten Bractee, deren Chlorophyllkörper bereits fast völlig mit Stärkeeinschlüssen erfüllt sind.

Fig. 9. Chlorophyllkörper aus einem alten Internodium, voll von Stärkekörnern.

Sämmtliche Vergleichszellen wurden in derselben Weise 24 Stunden mit Salzsäure behandelt und gehörten demselben Sprosse an. — Im Ganzen und Grossen ergiebt sich deutlich eine Verminderung der Hypochlorinmenge im Alter des Chlorophyllkörpers während der Ansammlung und Vermehrung ihres Stärkegehalts.

Taf. XXII. Hypochlorin bei Spirogyra und in Haarzellen. Verhalten zum Entwickelungsalter der Bänder bei Spirogyren.

Fig. 1. Oel-Vacuolen bei Spirogyra durch Erwärmung erkennbar. S. 306.

Frg. 2, 3, 4, 5. Hypochlorinbildung in Spirogyren in verschiedenem Alter der Zelle. In den älteren Zellen tritt mit der vergrösserten Ausbildung der Amylumheerde und dem Anwachsen der Stärkemenge in ihnen die Hypochlorinmenge offenbar zurück.

Fig. 6. Haar-Zelle von Cucurbita einen Tag in Salzsäure; mit schlecht ausgebildeten Chlorophyllkörpern, die aber deutlich Hypochlorin enthalten.

Taf. XXIII. Hypochlorin in Keimpflanzen: in abnorm veränderten Zellen. Verhalten von Fett und Stärke im intensiven Licht.

Fig. 1. Spirogyra mit etwas verändertem Zustande der Bänder 24 Stunden in Salzsäure. Das Hypochlorin ist in allen Zellen, deren Spiralbänder auch nur wenig gelitten haben, verschwunden; nur in den 2 mittleren Zellen ist es noch vorhanden. S. 310.

Fig. 2. Nitella mucronata 24 Stunden in Salzsäure; die Zelle a hatte einen nicht mehr ganz normalen Inhalt, der Plasmaschlauch war zusammengefallen, aber die Chlorophyllkörper in Farbe und Form erhalten. In ihr fehlt trotzdem das Hypochlorin, während es in b wie immer vorhanden ist. S. 310.

Fig. 3. Spirogyra spec. längere Zeit im Zimmer cultivirt. 24 Stunden mit Salzsäure. Die Zelle zeigt in ihren Windungen Amylumheerde (farblos), Fetttropfen, die etwas Farbstoff aufgenommen haben und damit gelb erscheinen, und Hypochlorinschuppen an den Amylumheerden. — S. 359.

Fig. 4. Eine Zelle derselben Spirogyre im concentrirten Sonnenbilde insolirt, dann mit Jod in Jodkalium behandelt und, so weit nöthig, ausgewaschen. Die Zelle zeigt die Stärke (in den Amylumheerden) und die Fetttropfen erhalten, das Hypochlorin und der Chlorophyllfarbstoff verschwunden. S. 359.

Fig. 5 und 6. Gewebe aus der Plumula eines Finsterkeimlings von Pisum sativum, nachdem er 20 bis 24 Stunden dem Lichte ausgesetzt gewesen war, mit Salzsäure behandelt. S. 400.

Fig. 7. Gewebe aus der Plumula eines Finsterkeimlinges von Cannabis sativ. Nachdem derselbe 20—24 Stunden im Lichte gestanden hatte, mit Salzsäure behandelt. S. 400.

Fig. 8. Gewebe eines 10 Tage alten Finsterkeimlinges von Cannabis sat., der 30 Stunden voll belichtet war; aus der Plumula. 48 Stunden in Salzsäure. Hypochlorin reichlich vorhanden. S. 400—402.

Fig. 9. Gewebe eines 10 Tage alten Finsterkeimlinges von Cannabis sat. aus der Plumula, der 45 Stunden im Halbdunkel gestanden hatte und ebenfalls stark ergrünt war, 48 Stunden in Salzsäure. Hypochlorin fehlt. S. 400—402.

Fig. 10. Gewebe aus der Plumula eines 9 Tage alten Finsterkeimlinges von Pisum sativum, 30 Stunden voll belichtet bei hellem Tageslicht, mit Salzsäure behandelt, zeigt reichlich Hypochlorin. S. 400—402.

Fig. 11. Gewebe aus der Plumula eines 10 Tage alten Finsterkeimlinges von Pisum sativum, 45 Stunden im Halbdunkel cultivirt, dann mit Salzsäure behandelt; Hypochlorin fehlt. S. 400—402.

Taf. XXIV. Structur der Chlorophyllkörper. Hypochlorin in Keimlingen, in insolirten Nitellen, in phanerogamischen Parasiten. Structur der Spirogyren.

Fig. 1. Nitella flexilis. Blatt. Die beiden Endsegmente im concentrirten Sonnenbilde in kohlensäurefreier Luft insolirt. a im grünen, b im blauen Licht.

Fig. 2. Insolirte Stelle der einen Endzelle stark vergrössert.

Fig. 3. Stück der insolirten Stelle der anderen Endzelle nach Behandlung

mit Salzsäure. In den insolirten Chlorophyllkörpern ist mit dem Chlorophyllfarbstoff auch das Hypochlorin verschwunden. S. 360.

Fig. 4. Spirogyra; Verlauf der vom Centralplasma ausgehenden Stränge und Mündung in die Amylumheerde. S. 304.

Fig. 5—9. Chlorophyllkörper verschiedener Pflanzen nach verschiedener Behandlung (mit Immersionslinsen bei genügender Vergrösserung von ca. $\frac{1400}{1}$ betrachtet).

Fig. 5 von Vallisneria in Alcohol fast völlig entfärbt.

Fig. 6 von Selaginella erst durch Alkohol entfärbt, dann mit Anilin.

Fig. 7 von Nitella flexilis photochemisch im intensiven Lichte entfärbt.

Fig. 8 von Mnium. Erst mit Alcohol entfärbt, dann mit Jod behandelt und ausgewaschen. Die Stärkeeinschlüsse im Inneren des schwammigen Gerüstes sind noch blau.

Fig. 9 von Mnium. Erst mit Alcohol entfärbt, dann mit Anilin.

Fig. 10. Chlorophyllkörper von Viscum, mit Salzsäure behandelt; besitzen Hypochlorin.

Fig. 11. Gewebe aus den Cotyledonen eines Finsterkeimlinges von Cucumis sativus, der 2 Tage lang bei hellem Tageslicht voll belichtet war; mit Salzsäure behandelt; besitzt reichlich Hypochlorin. S. 400.

Fig. 12. Gewebe aus den Cotyledonen eines Finsterkeimlings von Cucumis sativus, der 3 Tage im Halbdunkel (unter weissem Papier) im Tageslichte gestanden hatte, mit Salzsäure behandelt; Hypochlorin fehlt. S. 402.

Taf. XXV. Structur der Chlorophyllkörper. Scheidung des Gerüstes von Farbstoff und Oel.

Zu S. 290 ff. u. 311 ff.

Fig. 1. Chlorophyllkörper von Vallisneria spir. Das Gewebe 6 Tage in Salzsäure (1 : 4) dann 8 Stunden im Dampf von siedendem Wasser. S. 290.

Fig. 2. Chlorophyllkörper von Vallisneria. Das Gewebe 1 Stunde im Dampf von siedendem Wasser.

Fig. 3. Chlorophyllkörper von Vallisneria. Das Gewebe 1 Stunde in Dampf von siedendem Wasser. Durch Quellung schon geborstene Chlorophyllkörper.

Fig. 4. Chlorophyllkörper von Elodea. Das Gewebe 1 Stunde in Dampf von siedendem Wasser.

Fig. 5. Chlorophyllkörper von Callitriche. Das Gewebe 5 Minuten in Wasser gekocht.

Fig. 6. Chlorophyllkörper von Mnium. Das Gewebe 5 Minuten in Wasser gekocht. Chlorophyllkörper schon geborsten.

Fig. 7. Chlorophyllkörper von Vallisneria. Aus frischem mit Salzsäure behandelten Gewebe.

Fig. 8 u. 9. Chlorophyllkörper von Vallisneria. Aus Gewebe, welches, nachdem es eine Stunde dem Dampf von siedendem Wasser ausgesetzt worden, mit Salzsäure behandelt wurde; in Fig. 9 sind die Chlorophyllkörper bereits geborsten.

Fig. 10, 11, 12. Chlorophyllkörper von Selaginella. Aus frischem mit Salzsäure behandelten Gewebe.



Fig. 13, 14. Chlorophyllkörper von Selaginella. Das Gewebe 1 Stunde im Dampf von siedendem Wasser.

Fig. 15. Chlorophyllkörper von Begonia. Das Gewebe 1 Stunde im Dampf von siedendem Wasser, nachher 5 Monate in Salzsäure.

Fig. 16. Chlorophyllkörper von Elodea. Das Gewebe 1 Stunde im Dampf von siedendem Wasser, nachher 5 Monate in Salzsäure.

Taf. XXVI. Zur Methode der Untersuchung.

Fig. 1. Die Spectra der verschiedenen zu den Versuchen benützten farbigen Sonnenbilder nach Wellenlängen getheilt; zum Vergleich das Spectrum der Sonne α und das einer grünen Zelle β.

Fig. 2. Photochemisches Mikroskop. S. 318.

Fig. 3. Mikroskopische Gaskammer. S. 320, 323.

Fig. 4 u. 5. Gefässe für die benutzten farbigen Flüssigkeiten. S. 319, 320

Fig. 6. Schematische Darstellung des Verhältnisses der Assimilation zur Athmung bei verschiedenen Intensitäten der Tageshelligkeit; directes Sonnenlicht = 100, ohne und mit Chlorophyllfarbstoff gedacht. S. 375, 376.

c d, die Athmungscurve der grünen Gewebe im Licht ohne Chlorophyll gedacht,

c f, die wirkliche Athmungscurve der grünen Gewebe in ihrem vermuthlichen Verlaufe.

a b, die Assimilationscurve der grünen Gewebe ohne Chlorophyll gedacht in ihrem vermuthlichen Verlaufe,

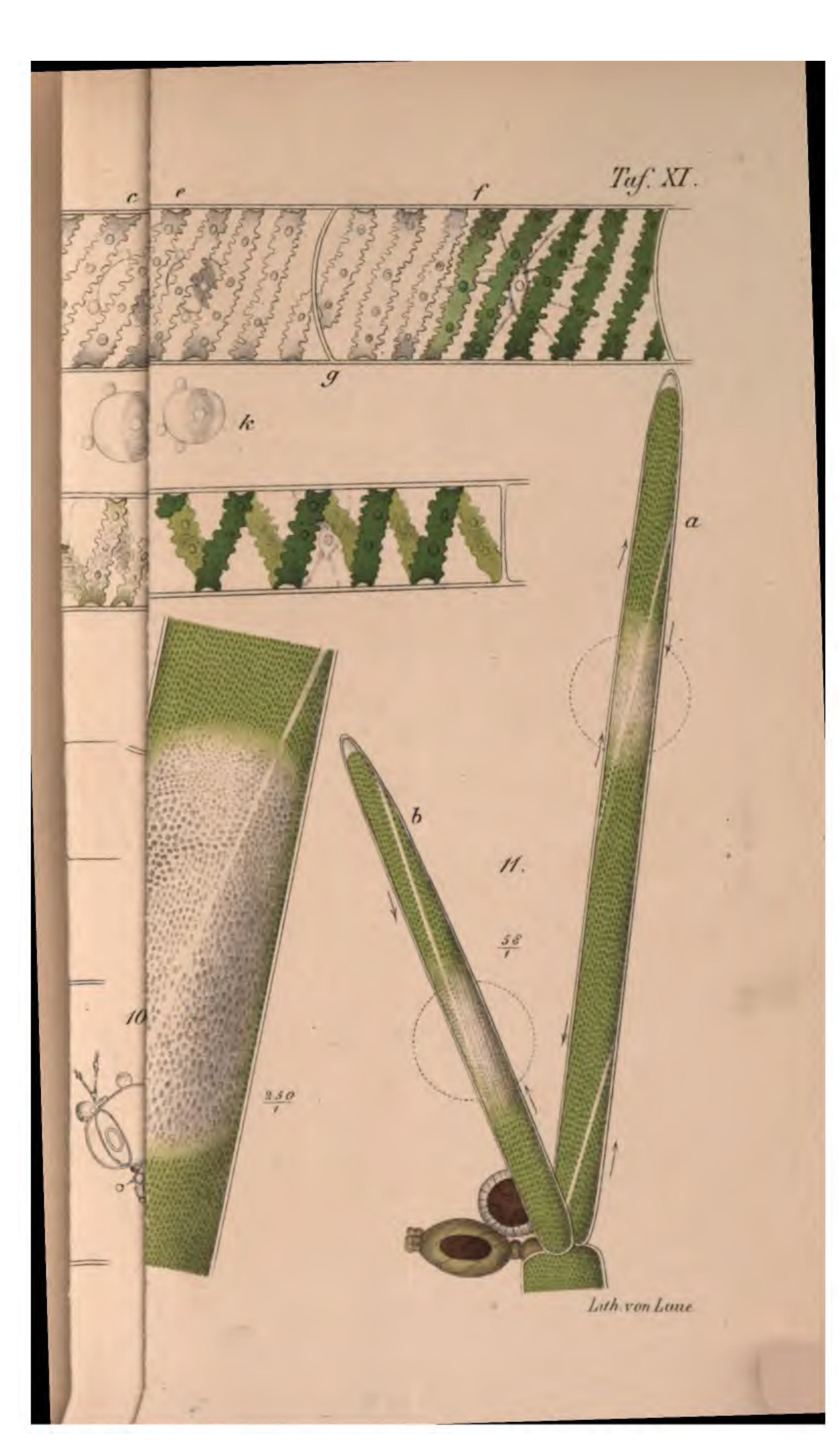
a g, die Assimilationscurve der grünen Gewebe mit Chlorophyll unter der Annahme, dass der Farbstoff die Assimilation noch etwa um 20 % herabsetzen würde.

Fig. 7. Spiegel des Heliostaten.

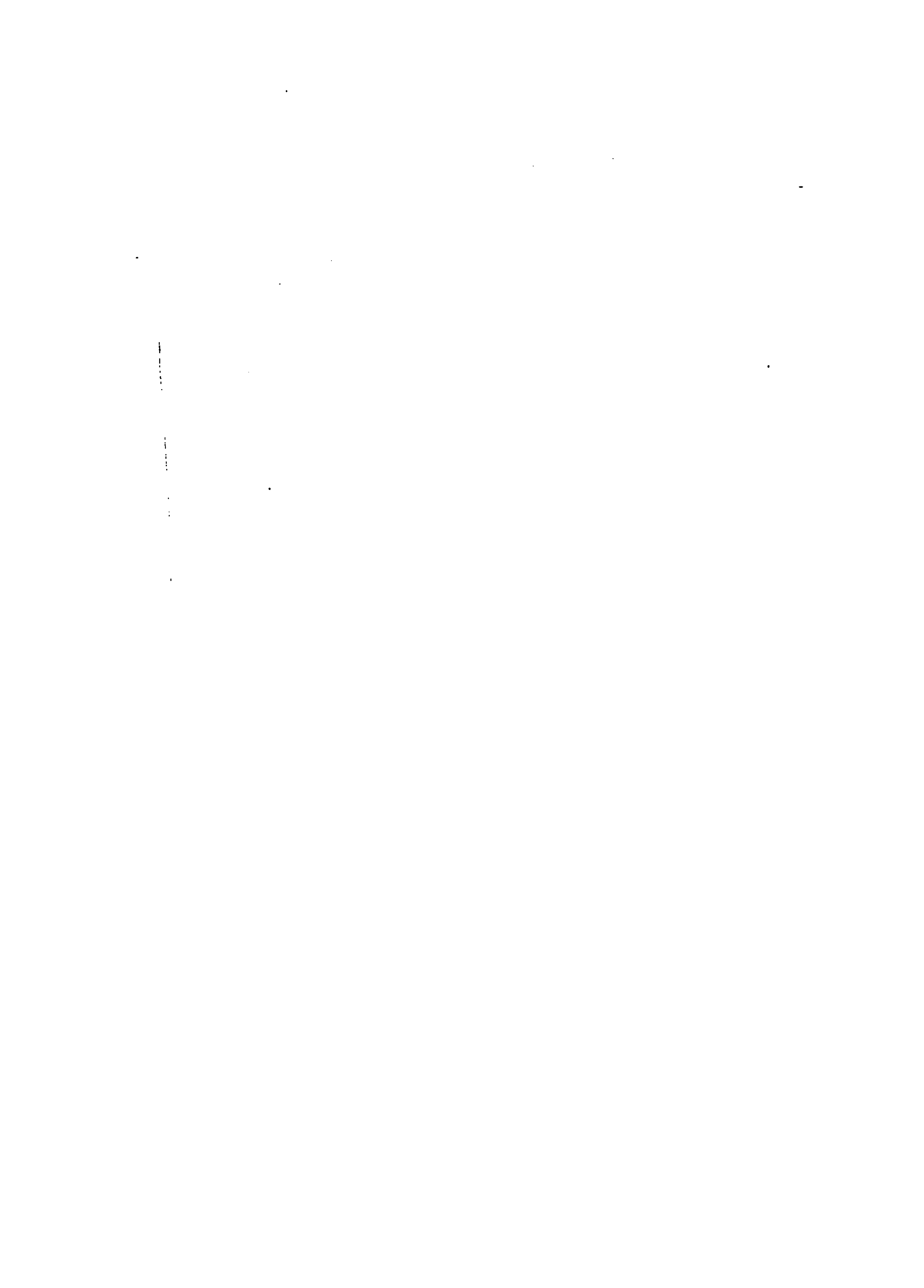
Fig. 8. Schirm vor dem Spiegel des Mikroskopes.

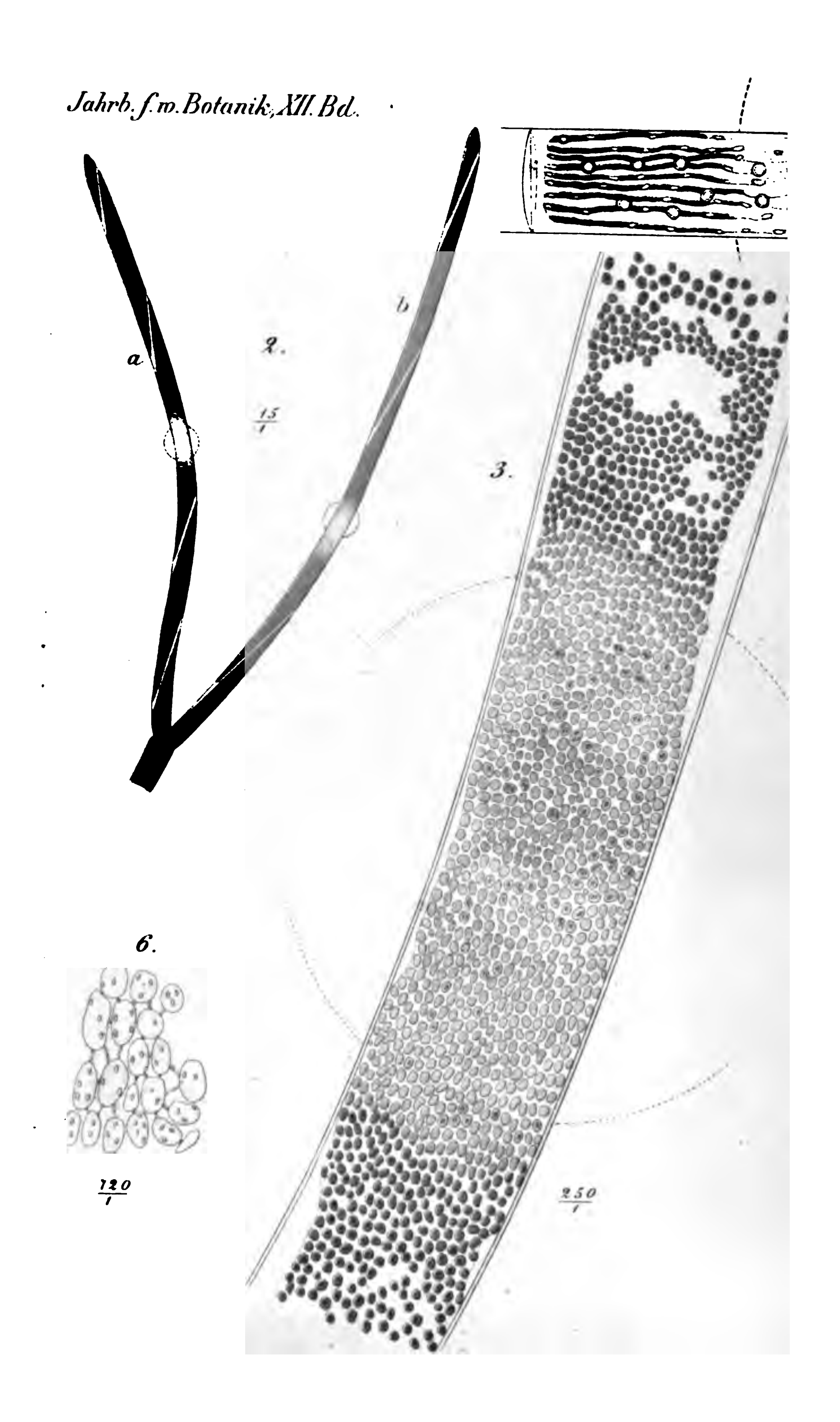
Druck von G. Bernstein in Berlin.

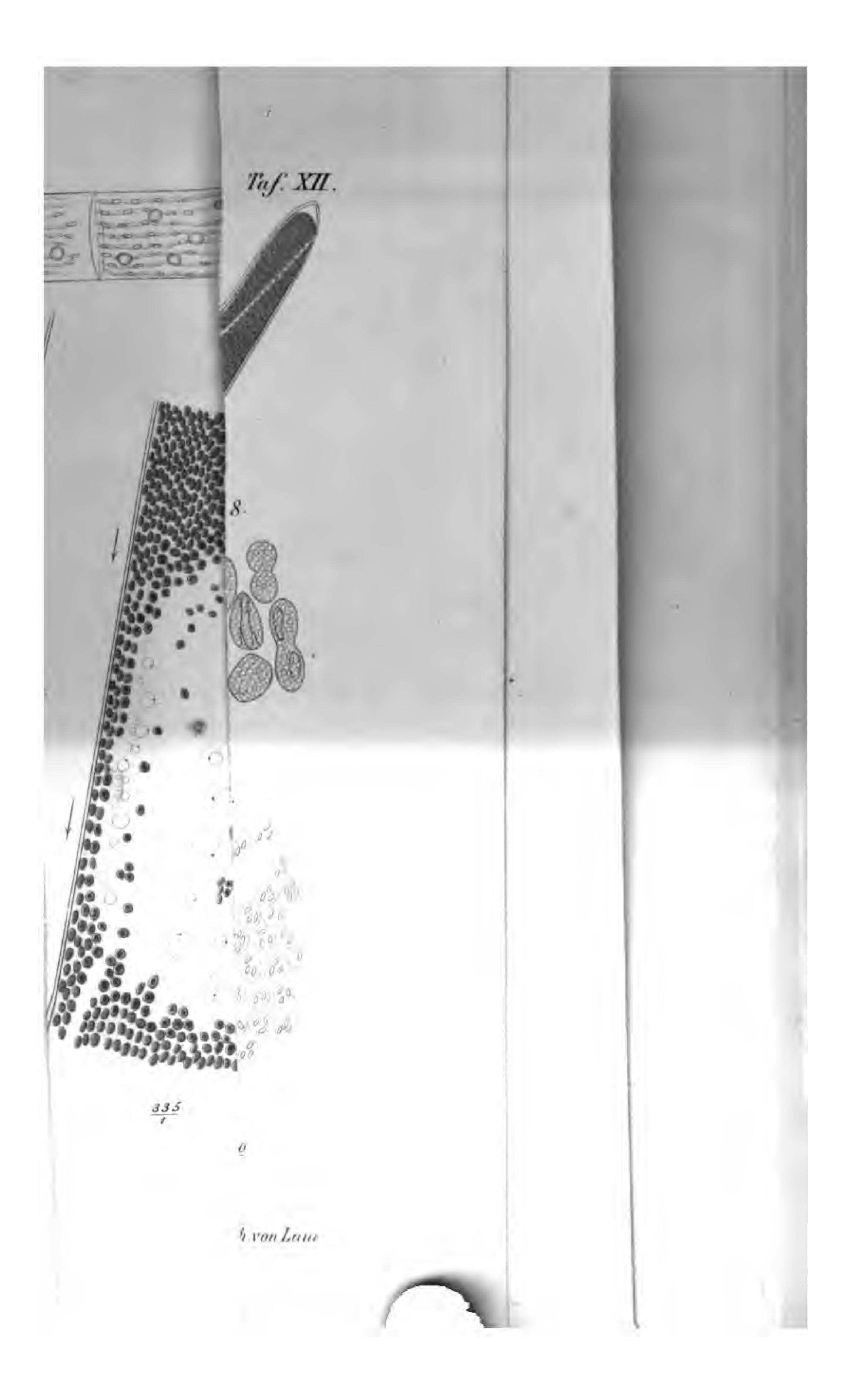




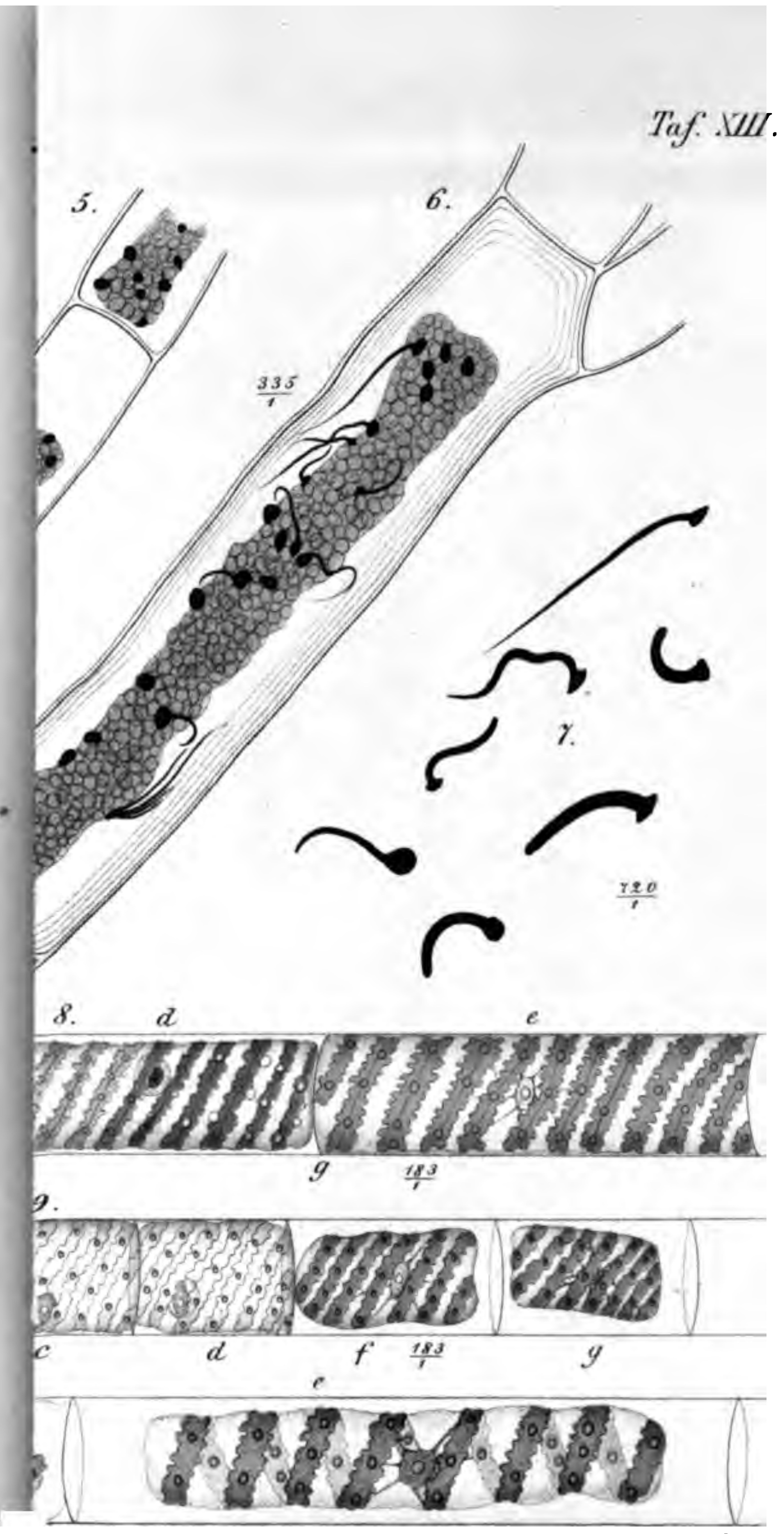
Taf. XI.
c
e
f
g
k
a
b
11.
58/1
10
250/1
Lith. von Laue



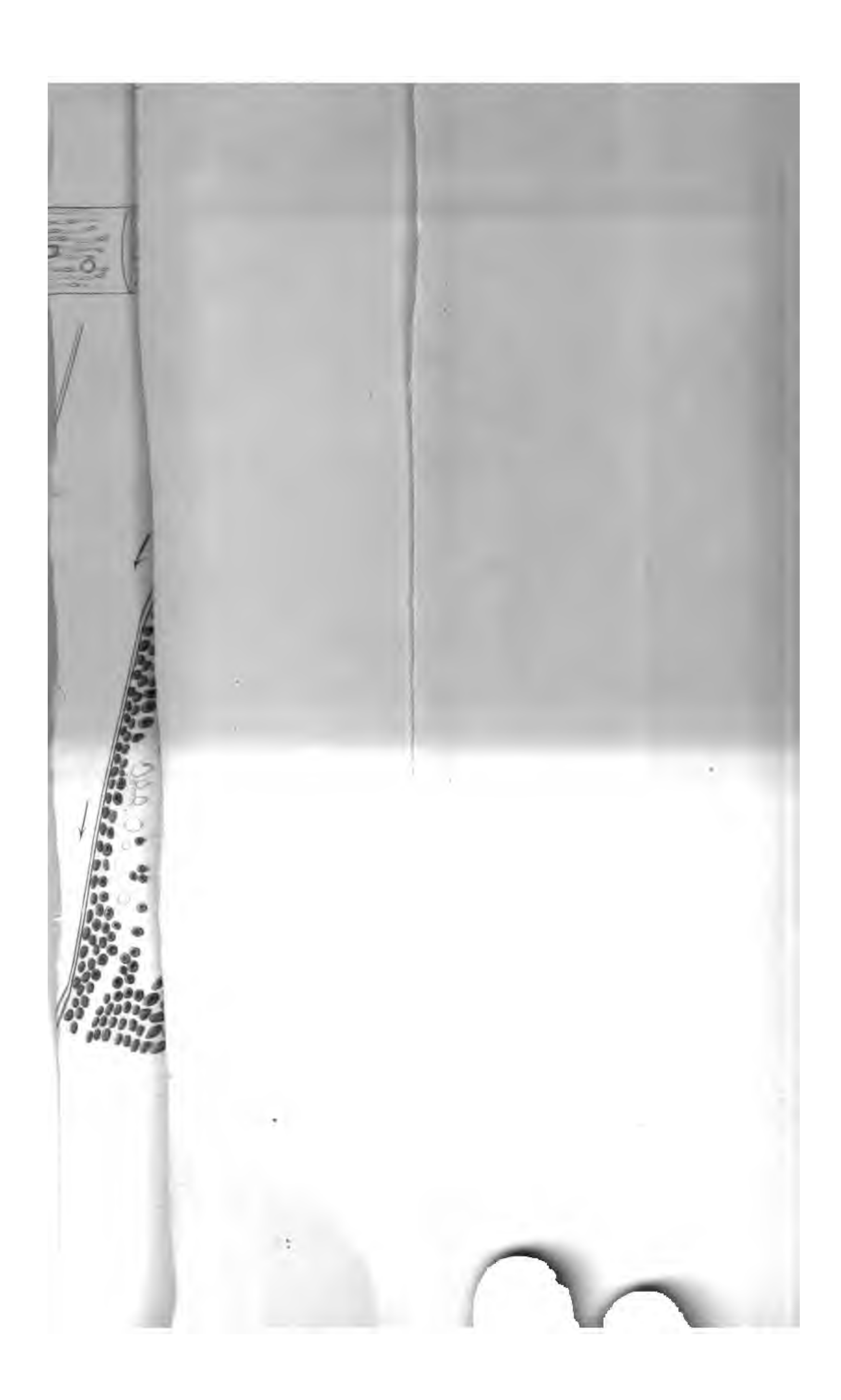

a
b
2.
15/1
3.
6.
120/1
250/1

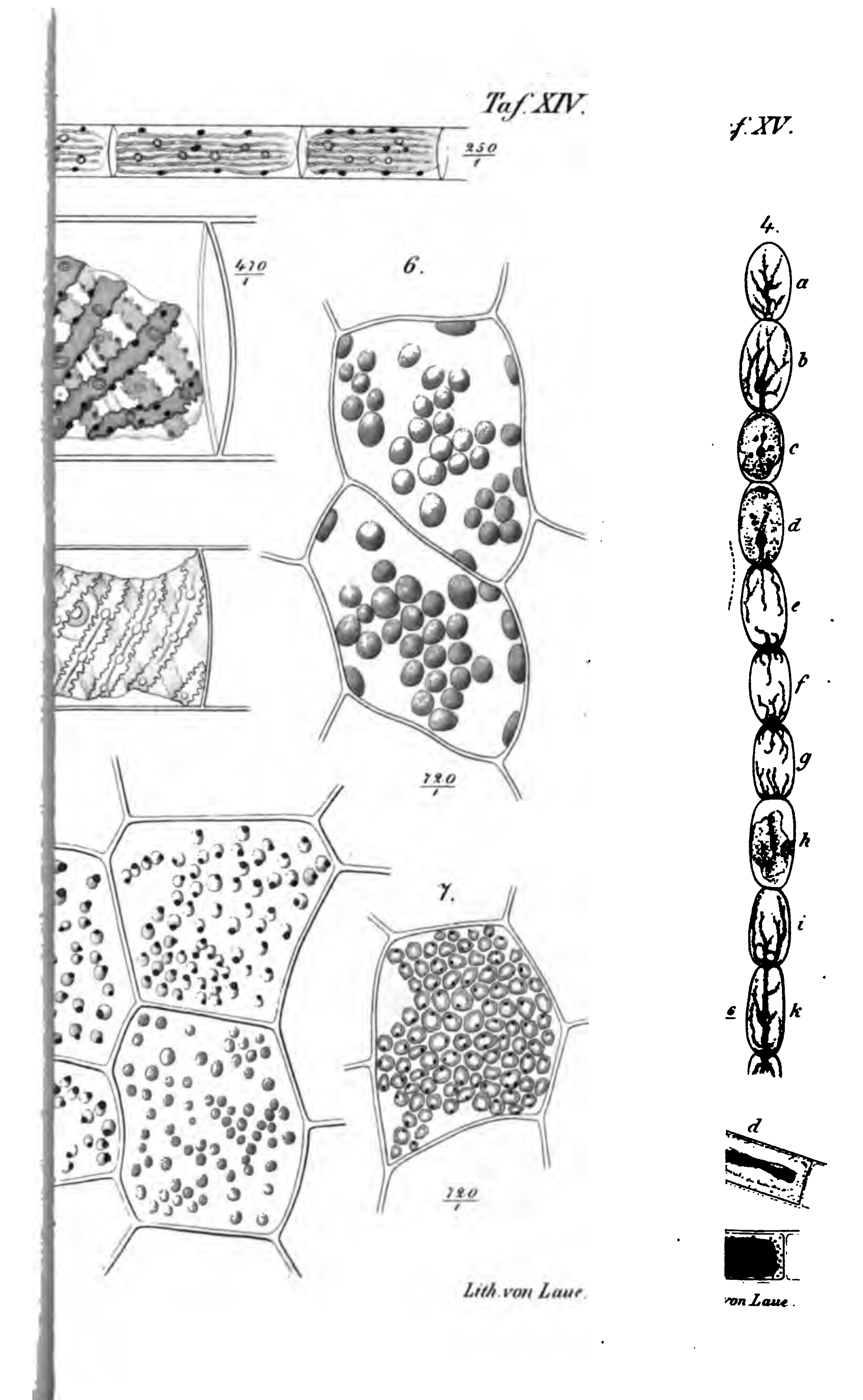


Taf. XII.
8.
335/1
h von Lau

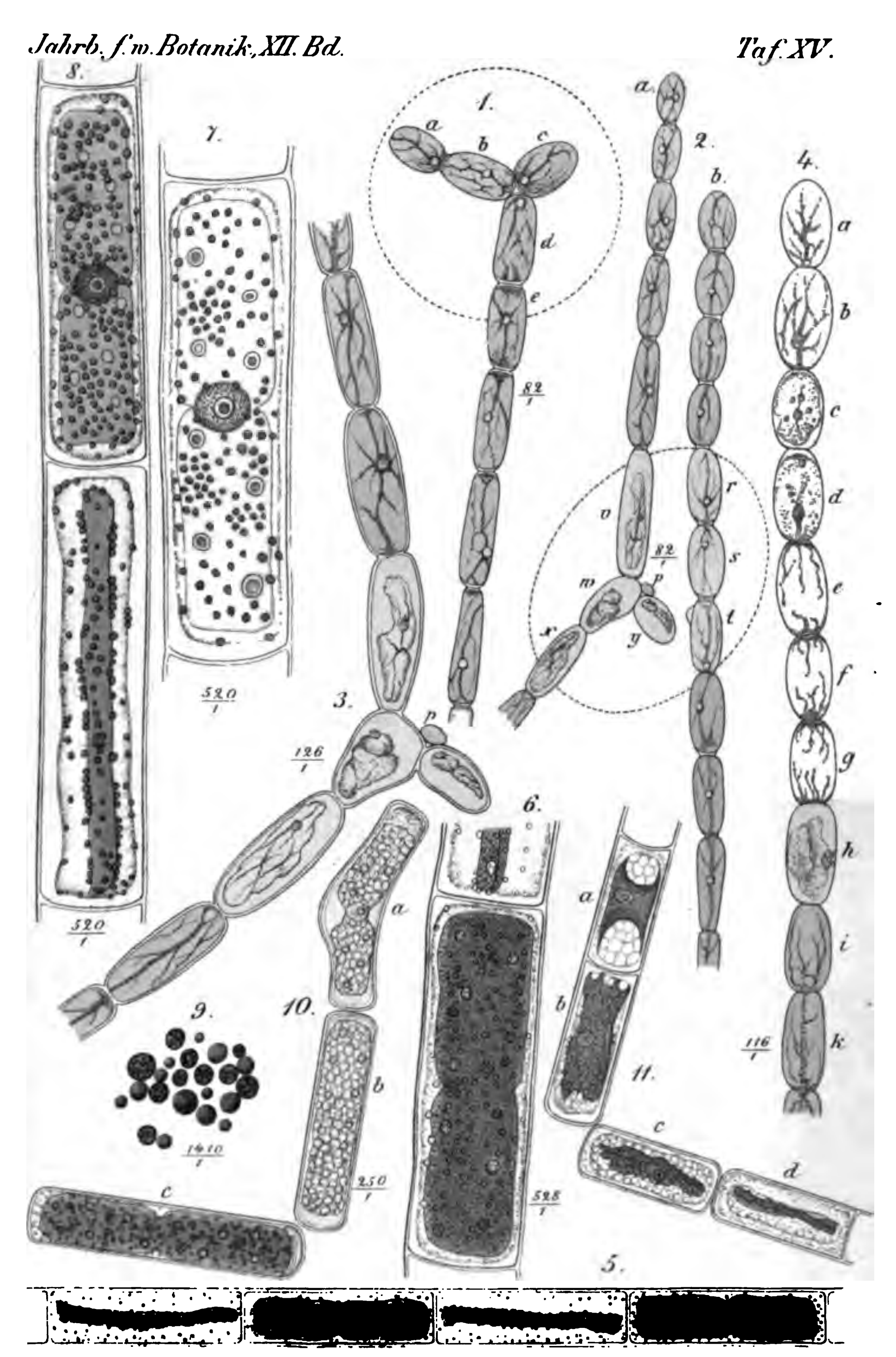


Lith. von Laue.




Taf. XIV.
250/1
410/1
6.
720/1
7.
720/1
Lith. von Laue.
f. XV.
4.
a
b
c
d
e
f
g
h
i
k
d
von Laue.





Lith. von Laue.





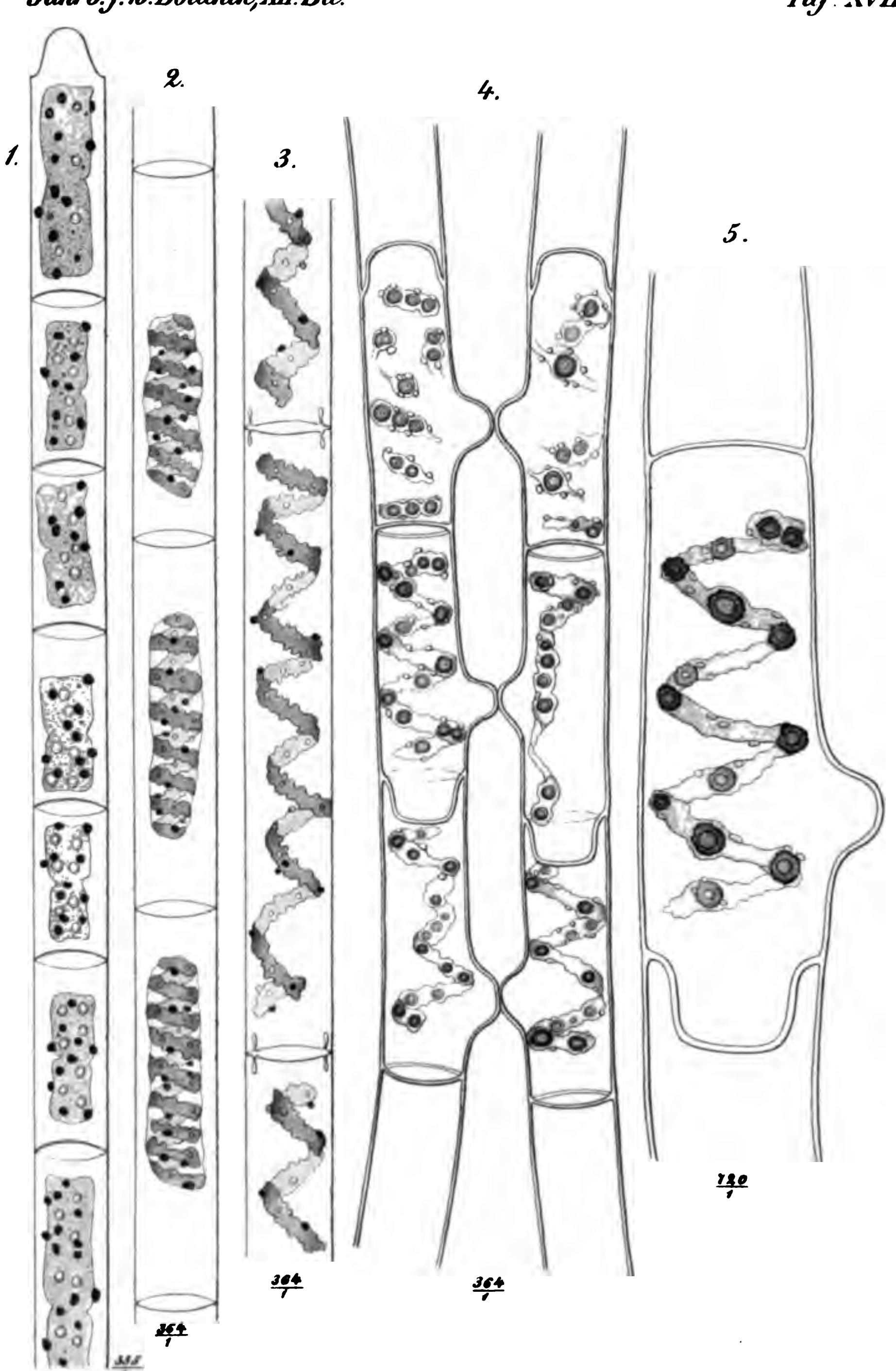
Taf. XVI.

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12.

470/1 335/1 385/1 720/1 720/1 720/1 470/1

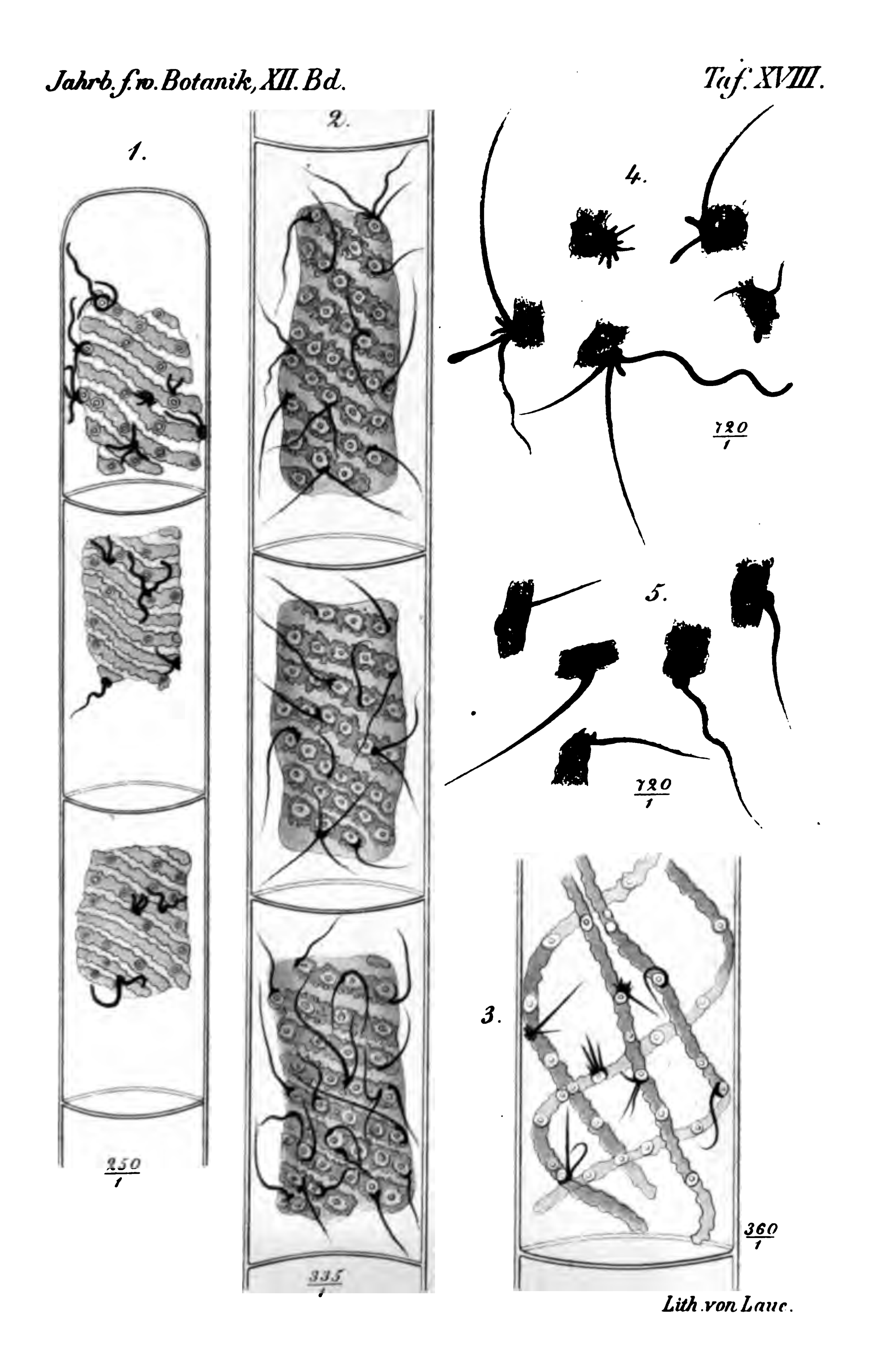
Lith. von Laue.





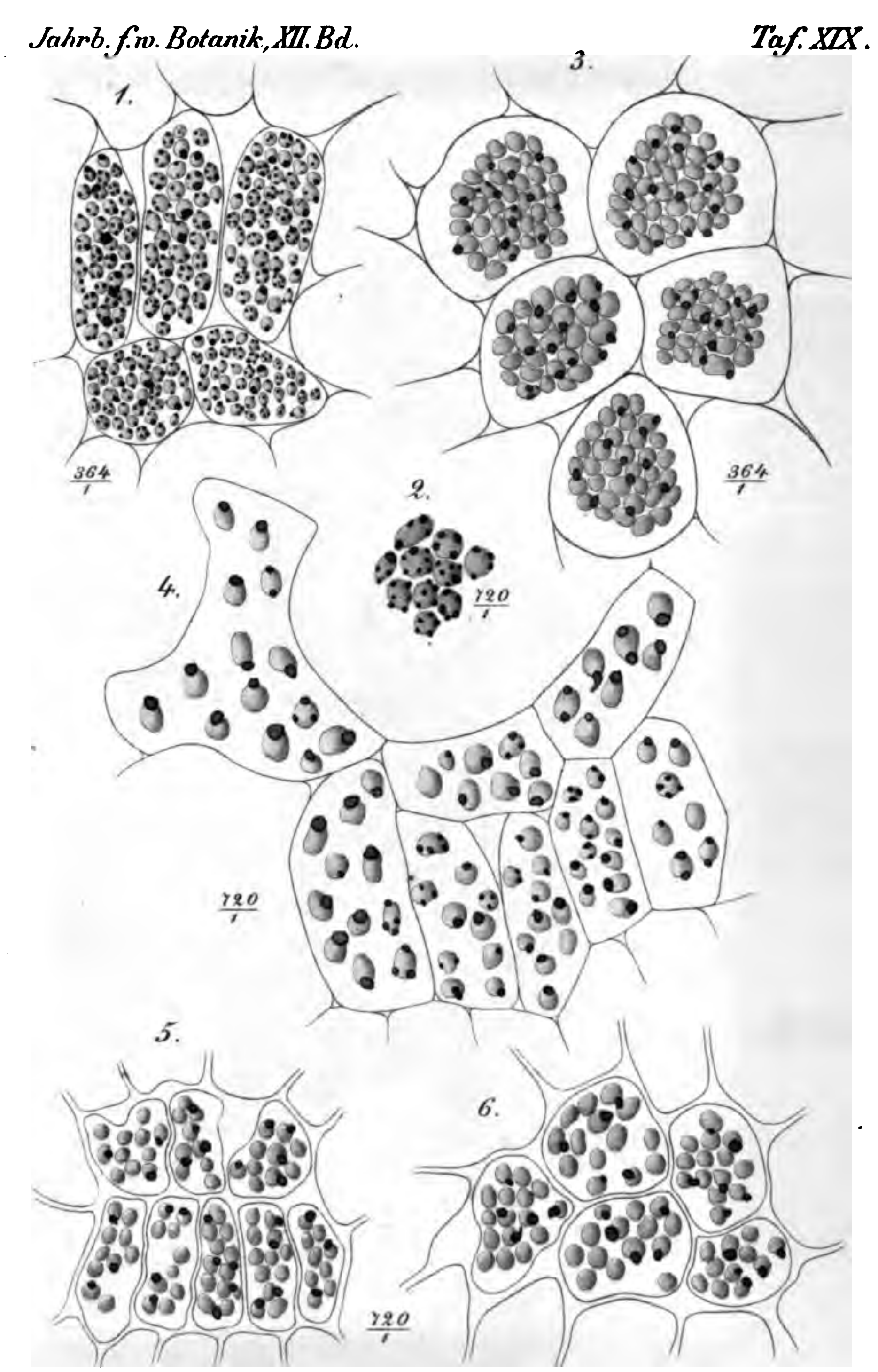
Lith. von Laue.



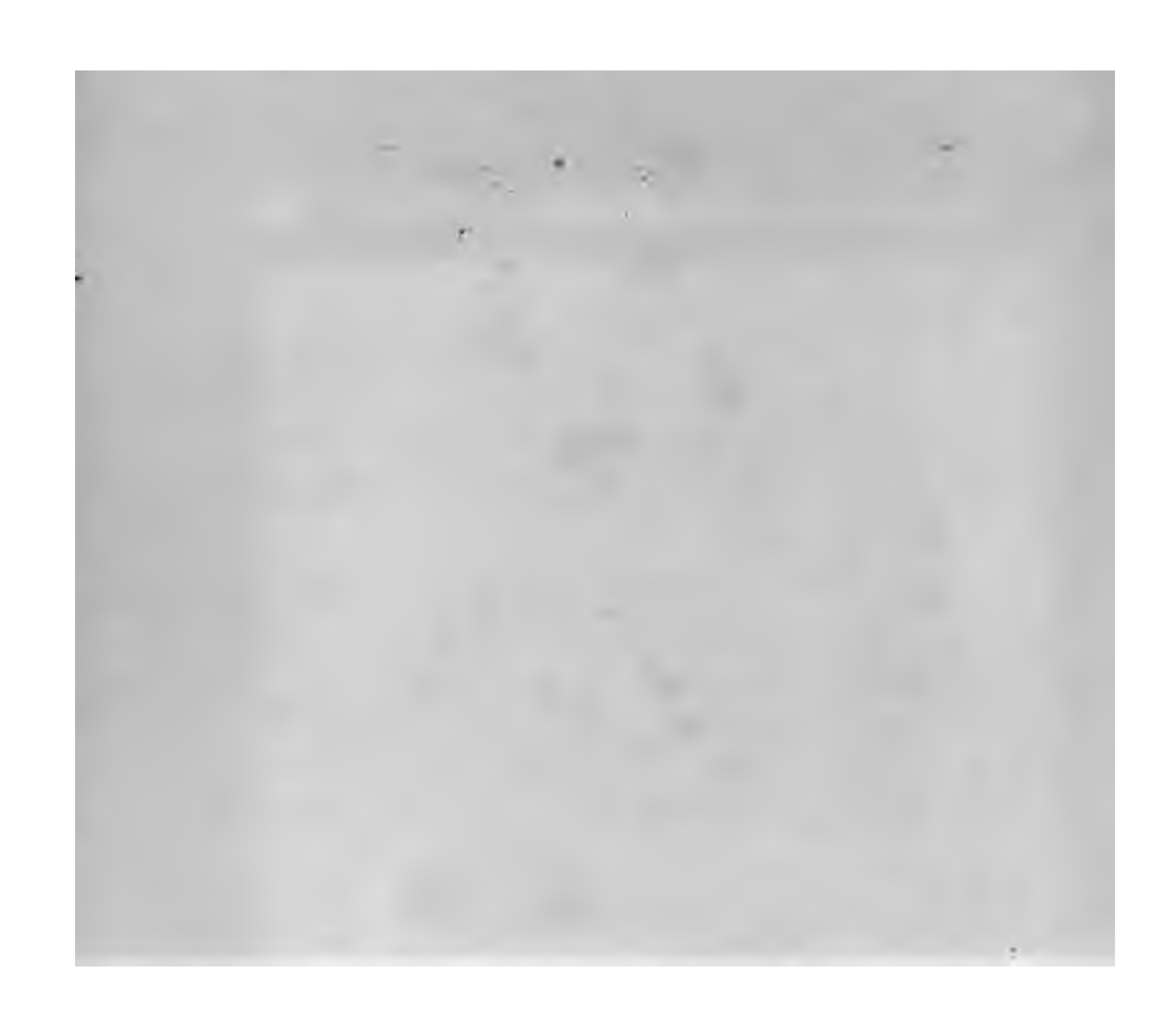


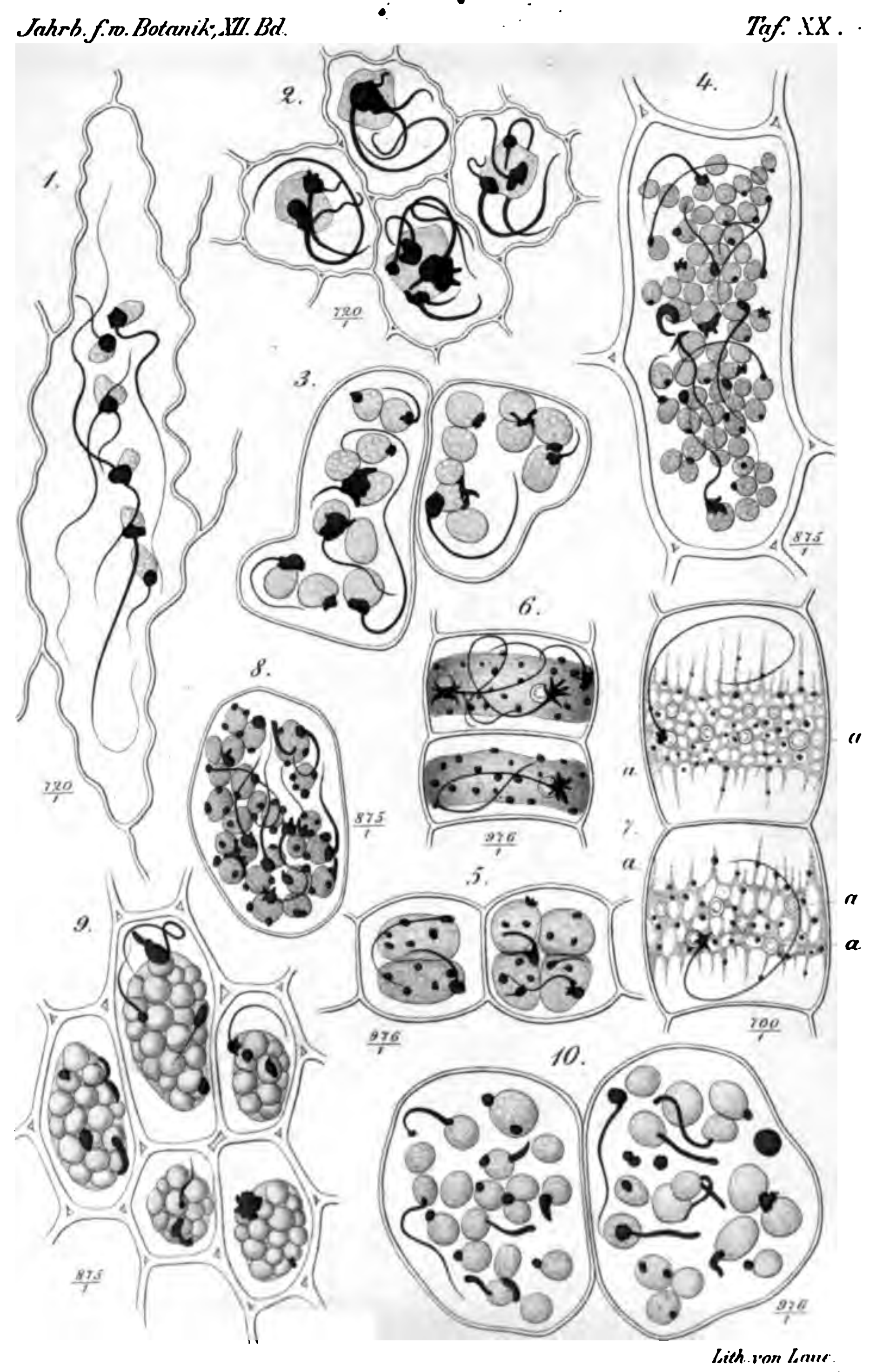
Lith. von Laue.





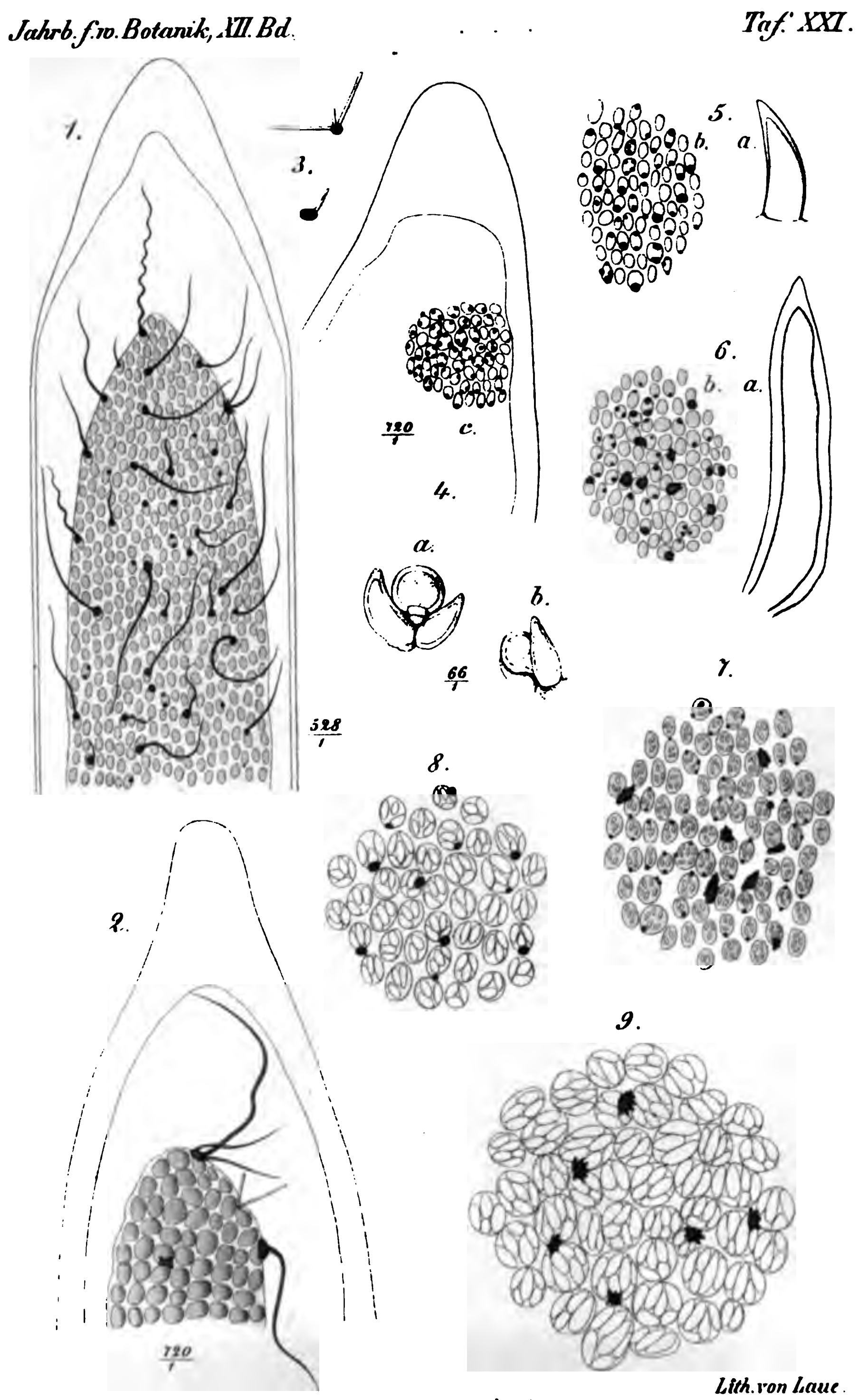
Lith. von Lau.





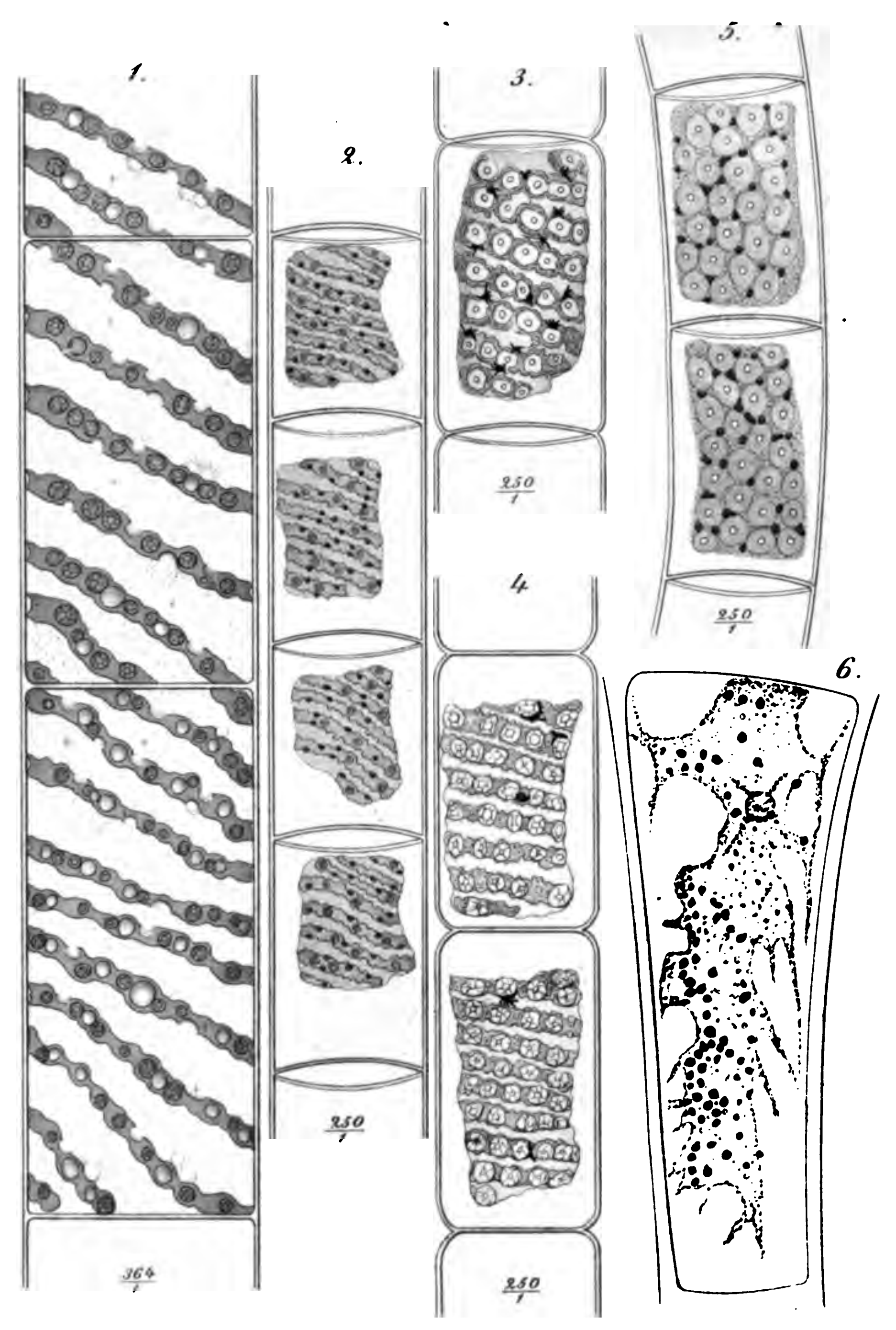
Lith. von Laue.



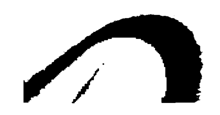


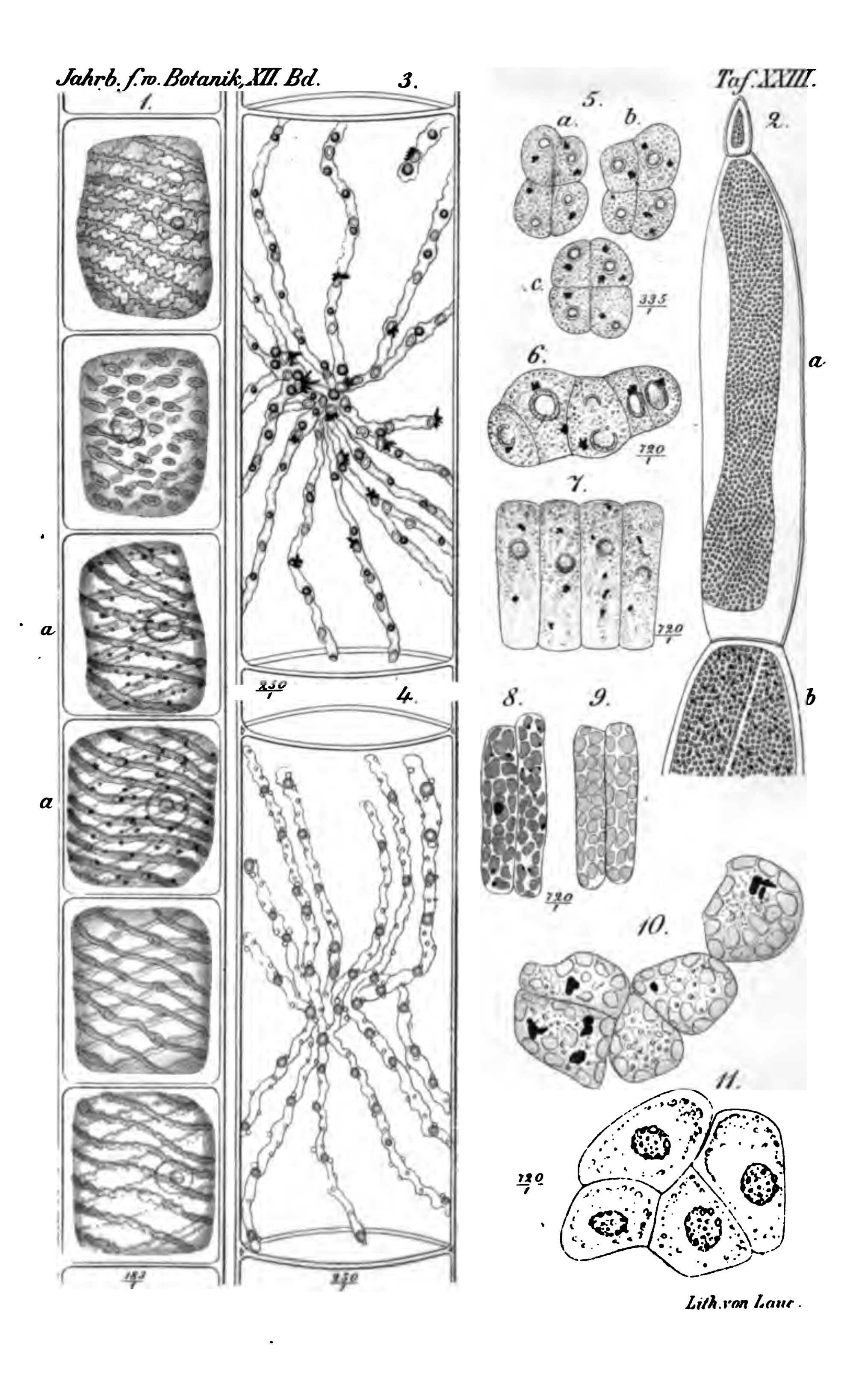
Lith. von Laue.



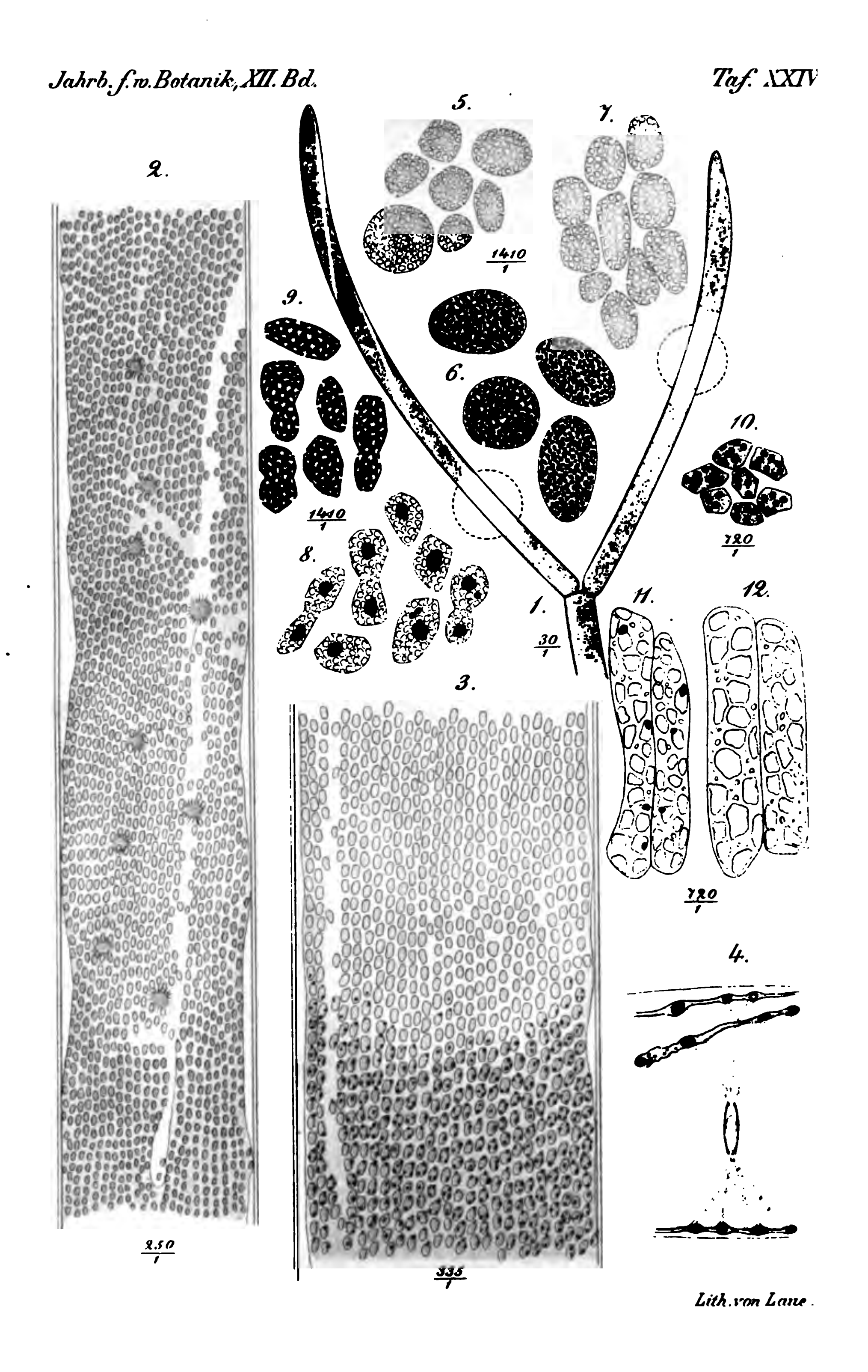


Lith. von Laue.



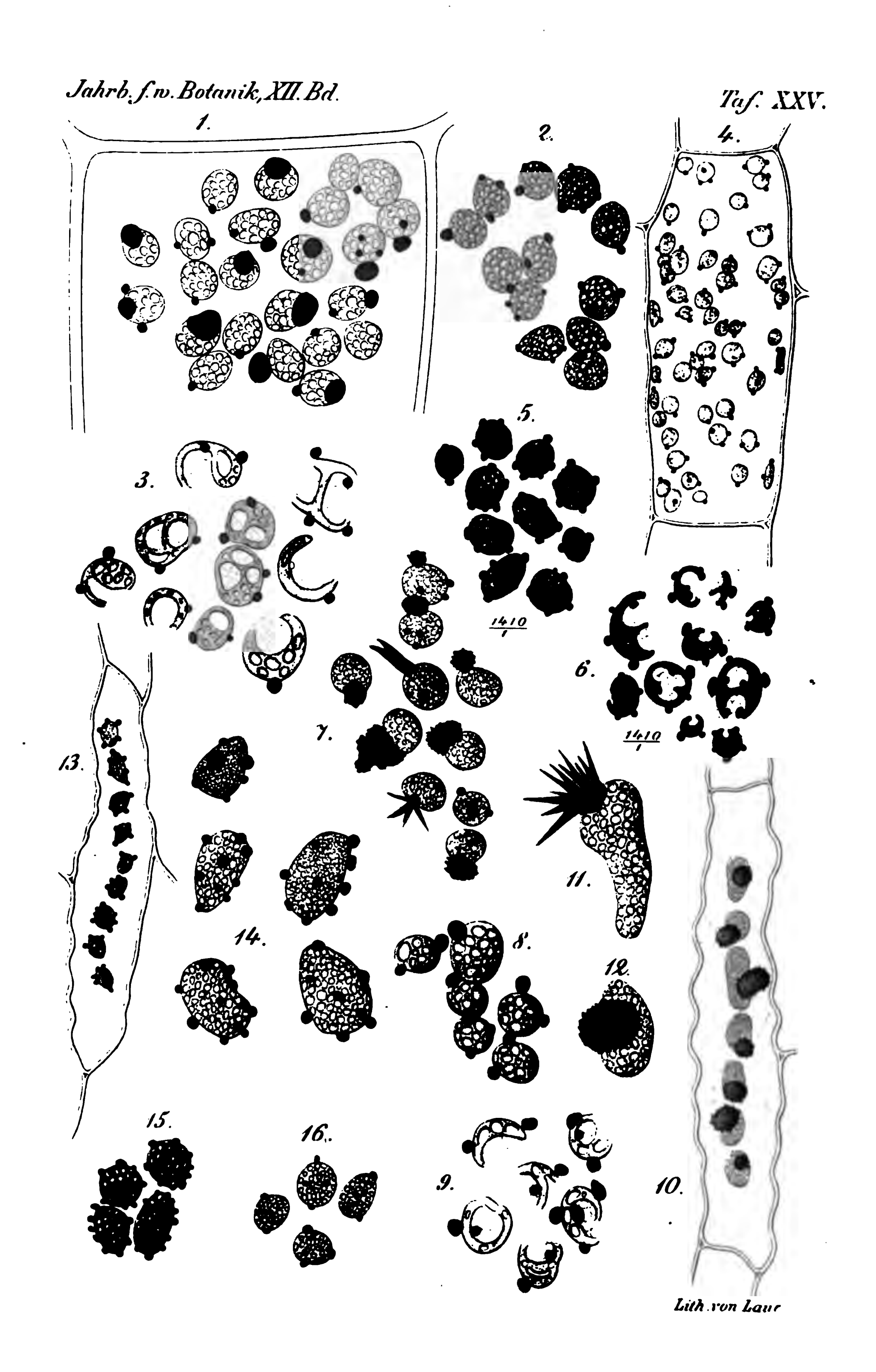

Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXIII.
1.
2.
3.
4.
5.
a.
b.
c.
335/1
6.
720/1
7.
720/1
8.
9.
720/1
10.
11.
720/1
a
a
a
b
250/1
250/1
183/1
Lith. von Laue.

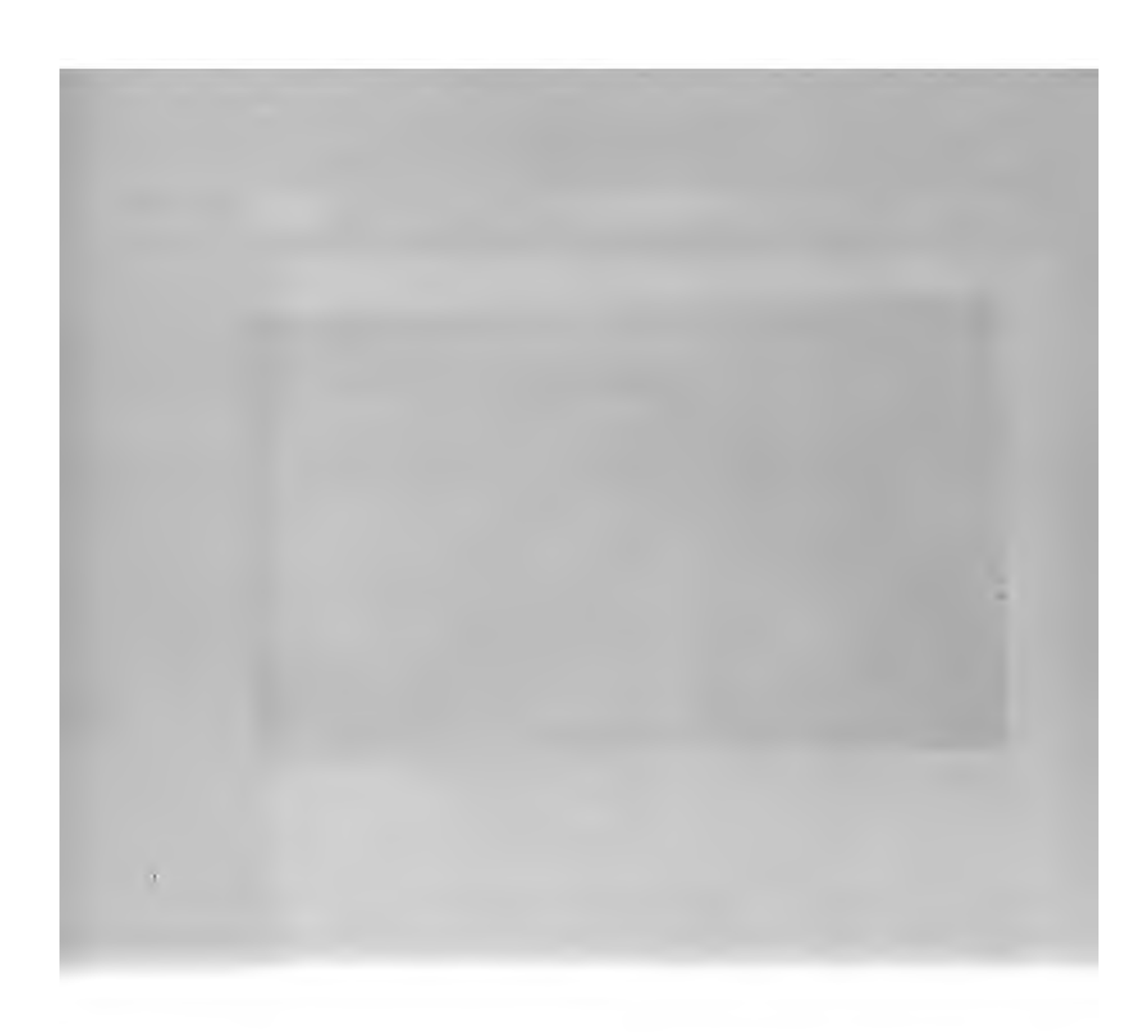


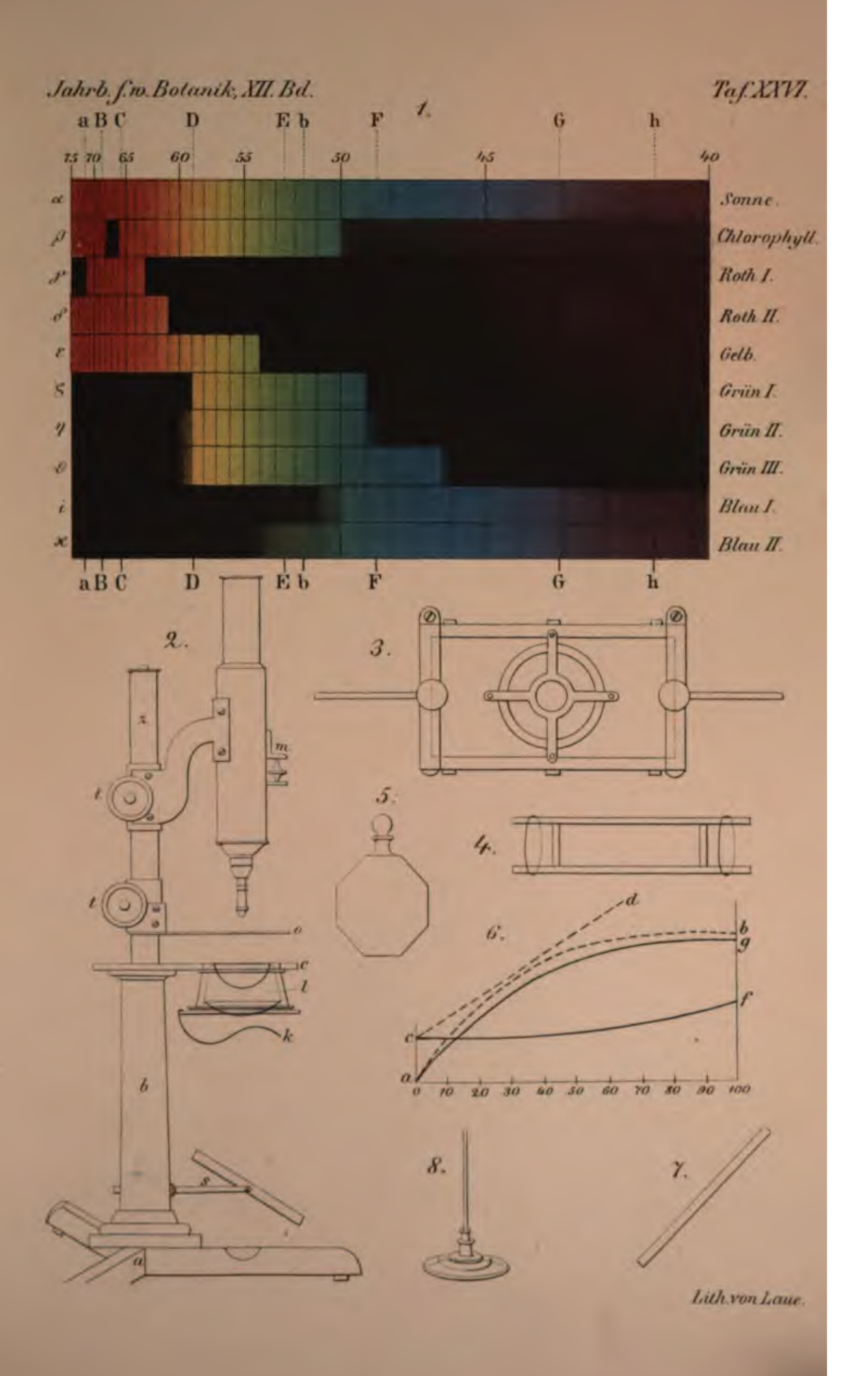


Lith. von Laue.




1.
2.
4.
3.
5.
1410/1
6.
1410/1
7.
13.
11.
14.
8.
12.
15.
16.
9.
10.
Lith. von Laue





Lith. von Laue.



Ueber die Wachsthumsintensität der Scheitelzelle und der jüngsten Segmente.

Von

M. Westermaier.

Hierzu Tafel XXVII.

I. Historische Betrachtung.

Die Erforschung der Ursachen für die Wandrichtungen im Allgemeinen und in Vegetationspunkten insbesondere, sowie die Bedeutung der Zelltheilung überhaupt: diese beiden Punkte sind neuerdings von Sachs zum Gegenstand eingehender Studien gemacht worden. Ein Blick auf die in dieser Beziehung sich geltend machenden Ansichten zeigt uns anscheinend überaus grosse Gegensätze.

Schleiden und Nägeli, die Begründer der entwickelungsgeschichtlichen Richtung in der Morphologie, erscheinen im Wesentlichen als die Vertreter einer Auffassung.

Nach Schleiden liegt immer schon in jeder vorhergehenden Zelle die Bedingung, dass sich die neu entstehenden Zellen in einer bestimmten Weise anordnen. Die Form beruht seiner Anschauung nach bei allen Pflanzen, mit Ausnahme der wenigen nur aus einer Zelle bestehenden, auf der Zusammensetzung aus Zellen. Nach seinen eigenen Worten ist bei der Pflanze gegenüber den Thieren (Grundzüge d. wiss. Bot. III. Aufl. S. 46, vgl. ferner S. 259) „die Individualität des Ganzen zurückgesetzt gegen die des Elementarorgans, und die ganze Pflanze scheint nur für und durch das Elementarorgan zu leben.“ Den obigen Begriff „Zusammensetzung aus Zellen“ gliedert er wieder in zwei Momente; nämlich in Anordnung der neu entstandenen Zellen und verschiedene Aus-

dehnung derselben. Da nun aber die Ausdehnung der einzelnen Zelle für sich nach den drei Dimensionen des Raumes wesentlich von der Ernährung ihrer Membran, diese aber von der Zuführung ernährender Flüssigkeit abhängt, so glaubt Schleiden, dass das zweite Moment, nämlich die Ausdehnung der einzelnen Zelle, fast immer schon durch das erste, d. i. durch die Anordnung der Zellen, gegeben sei, sobald die Zellen nicht unmittelbar mit der Nahrungsflüssigkeit in Berührung ständen. „Einer linienförmigen Anordnung der Zellen wird daher leicht auch eine grössere Ausdehnung in die Länge folgen" etc.

Schleiden verlegt somit die Ursachen der Formbildung eines Pflanzentheils oder einer Pflanze in die einzelnen Zellen. Die Aeusserungen der Zellindividuen sind Ausdehnung und Theilung. In der Betonung der Selbstständigkeit des Zellenindividuums geht er soweit, dass er in der Gestalt der meisten Pflanzen „viel Unbestimmtes" sieht und diese Unbestimmtheit leicht erklärlich findet, da die Zellen bei der grossen Selbstständigkeit ihres Lebens in dem Zusammenhang mit dem Ganzen nur wenig Schutz vor den äusseren Einflüssen finden.

Ohne in dieses Extrem der Betonung der Zellennatur zu verfallen, vertritt Nägeli in klarer und bestimmter Weise eine im Wesentlichen ähnliche Anschauung. Schon in der ursprünglichen rundlichen Zelle liegt seiner Ansicht nach (die Bewegung im Pflanzenreiche, II. Heft d. Beitr. z. wiss. Bot.) der ganze daraus hervorgehende Organismus vorgebildet. Verschiedenheiten der Organe in Gestalt, Grösse und Bau hängen fast ausschliesslich von dem Verlaufe der Zellenbildung ab. Die Angeln, um die sich wesentlich die anatomische und morphologische Beschaffenheit der Pflanzentheile dreht, sind nach Nägeli die Fragen, welche Zellen es sind, die sich theilen, und in welcher Richtung die Theilung stattfindet. Die Auffassung dieses berühmten Autors gipfelt im Allgemeinen ebenfalls darin, dass das Wesen der Pflanze und ihrer Organe auf der Vereinigung von individuellen Bewegungen beruhe, dass das Leben oder die Innenbewegung des Pflanzenorgans nichts Anderes sei als die Summe der Lebensbewegungen aller Elemente, welche in jedem Entwickelungsstadium dasselbe zusammensetzen.

Die von Nägeli und Schleiden begründete, auf der geschilderten Auffassung basirende Forschung hat nicht nur Resultate zu Tage



gefördert, die an Gründlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen, sondern diese Art und Weise zu arbeiten, gehört mit zu denjenigen Hülfsmitteln, deren die wissenschaftliche Botanik — man denke nur an die Gewebephysiologie — auch in Zukunft nicht entbehren kann. Die Ermittelung der zahlreichen anatomischen und morphologischen Thatsachen, welche jetzt das Material zu neuen Erwägungen und zur Bildung anderer Auffassungen über das Problem des Wachsthums liefern, konnte nicht wohl in zuverlässigerer Weise geschehen. Unzweifelhaft ist durch die genauen Zelltheilungsstudien, welche von Nägeli und seinen Schülern bei Verfolgung der Wachsthumsvorgänge in der Algenwelt und an den Organen höherer Pflanzen durchgeführt wurden, eine genaue Forschungsmethode geschaffen worden; es wurde aber hierdurch auch, wie allgemein anerkannt, eine breite und sichere Grundlage für die ganze Entwickelungsgeschichte im Pflanzenreich gelegt.

Jede Forschungsrichtung, und insbesondere eine fruchtbare, wirkt nun bekanntlich auf die Auffassung der Forschenden in einer dieser Forschungsrichtung entsprechenden Weise ein.

Nichts ist natürlicher, als dass bei der in Rede stehenden Forschungsweise das Individuum der Zelle in den Vordergrund getreten ist. Das Wachsthum des Ganzen (Organ oder Pflanze) trat zurück gegen das Verhalten der einzelnen Zellen, welche theils mit theils ohne Theilungen Wachsthumserscheinungen zeigen. In den Vordergrund musste Das treten, worauf es abgesehen war, das Verhalten der Zellen beim Wachsthum des Ganzen. Keineswegs nothwendig aus solcher Forschung folgend, aber allerdings sehr leicht und fast unwillkürlich sich aufdrängend, ist jene Auffassung, welche im Wachsthum und in der Theilungsweise der Zellen das wesentlich Bestimmende und Beherrschende für die Form und Gestaltung des Organs sieht.

Schleiden und Nägeli sprechen auch wirklich, wie aus obigen Sätzen hervorgeht, die ich ihren Werken entnahm, diese Auffassung als die ihrige aus. Eine Consequenz dieser ihrer Auffassung ist ihre Stellung zum Problem der Erklärung der Wandrichtungen. Weil sich die beiden Forscher Zellenwachsthum und Zellentheilung vom Individuum der Zelle abhängig dachten, war für sie die Frage nach den Ursachen der Theilungsweise, also nach den bestimmenden

Momenten für die Wandrichtungen, keiner allgemein giltigen Antwort fähig, da eben die Individualität der Zelle den Ausschlag giebt.

Ein vergleichendes Studium der neueren einschlägigen Forschungsrichtungen zeigt uns nun, dass dieselben keineswegs in der Weise zu charakterisiren sind, als ob die Gesammtheit der neueren Bestrebungen einfach die Umkehrung der älteren Auffassung bedeute. Wir müssen vielmehr verschiedene Abweichungen von der älteren, vorhin geschilderten Auffassung constatiren; und die historische Sichtung und Sonderung führt, wie ich glaube, zu einer vermittelnden Anschauung zwischen anscheinend sich schroff gegenüberstehenden Lehren.

Das Problem der Wandrichtung erfuhr durch Hofmeister (Zusätze und Berichtigungen in Pringsheim's Jahrb. III. p. 272 ff. und Lehre von der Pflanzenzelle S. 142) nachstehende Lösung. Die Stellung der neu entstehenden Scheidewänd in einem im Knospenzustand befindlichen Organ ist durch das vorangegangene Wachsthum der Zellen genau bestimmt. Das Wachsthum der einzelnen Zellen eines solchen Organs ist aber für Hofmeister eine Funktion des Gesammtwachsthums; also ist auch die Wandrichtung in diesem Falle eine Funktion des Gesammtwachsthums. Der Ausdruck „Fächerung des Innenraums eines Pflanzentheiles" taucht hier meines Wissens wohl zum ersten Male auf. Die Erreichung gewisser Formen bestimmt nach Hofmeister sowohl die Volumenzunahme der Zellen des Vegetationspunktes als auch die protoplasmatische Zerklüftung und Scheidewandbildung. Die Massenzunahme des gesammten Vegetationspunktes könne deshalb nicht als die Summe der den einzelnen Zellen innewohnenden individuellen Bildungstriebe aufgefasst werden, weil Form und Ordnung der Zellen des Vegetationspunktes sich durch äussere Einflüsse ändern. In diesen Sätzen spricht sich die direkte Umkehrung der Schleiden-Nägeli'schen Anschauung aus.

Indem nun Hofmeister die Funktion dss Gesammtwachsthums näher zu definiren suchte, gelangte er erstens zu der Aufstellung, dass die Stellung der neu entstehenden Scheidewand in einem im Knospenzustand befindlichen Organ durch das vorangegangene Wachsthum der Zelle insofern genau bestimmt sei, als die theilende Wand ausnahmslos senkrecht stehe zur Richtung des stärksten vorausge-



gangenen Wachsthums der Zelle. Ferner wies Hofmeister zum ersten Male auf die Einflüsse hin, welche äussere Verhältnisse (Schwerkraft und Druck angrenzender fester Körper) auf die sich ergebenden Wandrichtungen in Vegetationspunkten ausüben, ohne freilich die mechanischen Vorgänge hierbei im Detail zu ergründen.

Der genaue Nachweis einer Abhängigkeit der schliesslichen Wandrichtung in einer Scheitelzelle von mechanischen Einflüssen ergibt sich als eine Consequenz der Schwendener'schen Contacttheorie. (Mech. Theorie der Blattstellungen.)

Die Hofmeister'sche Regel, dass in einem im Knospenzustand befindlichen Organe die theilende Wand ausnahmslos senkrecht stehe zur Richtung des stärksten vorausgegangenen Wachsthums der Zelle, gilt nur für eine beschränkte Anzahl von Fällen.[1] Man geräth in Verlegenheit, wenn man mit Hülfe dieser Regel z. B. das Auftreten einer gewölbten Wand im Stämmchen von Chara erklären will. Von Hofmeister selbst hat dies sein Gesetz gerade an Chara eine unglücklich durchgeführte Demonstration erfahren; jedoch erwies sich wenigstens die Idee Hofmeister's fruchtbar, indem hieran die Studien von Sachs anknüpften.

Die geschichtliche Entwickelung führt uns nun auf einen neuen Weg, welchen die Forschung behufs Lösung des gedachten Problems der Wandrichtung eingeschlagen hat.

Sachs stimmt in einem gewissen Sinne, ich betone dieses besonders, mit Hofmeister überein, indem nämlich nach der Ansicht beider Autoren die Form des Ganzen (Pflanze oder Organ) massgebend ist für die Art und Weise der Fächerung des Raumes; die Wandrichtung erscheint beiden Forschern als Funktion des allgemeinen Wachsthums. Während nun aber Hofmeister bei dem Versuch, diese Funktion in allgemein gültiger Weise zu definiren, zu einer Regel (vgl. oben) gelangt, welche nur auf eine geringe Anzahl von Fällen anwendbar ist, stellte Sachs ein Prinzip auf, welches fordert: „Rechtwinklige Schneidung der Wände des Urmeristems

1) Nägeli hat übrigens mit Beziehnng auf einzelne Fälle schon 1855 (Pflanzenphys. Unters. von Nägeli und Cramer, 1. Heft) hervorgehoben, dass in den Zellen des Sphagnumblattes die Theilungsrichtung einmal bedingt sei von der Gestalt der Mutterzelle, indem die Scheidewand gewöhnlich den grossen Durchmesser schneide und ferner durch das Bestreben einer Zelle, sich in gleichem Sinne zu theilen wie eine benachbarte.

unter sich und mit der Umfangswand."[1]) Dieses Prinzip ist der unmittelbare Ausdruck der Beobachtung zahlreicher Fälle, wofern man die hin und wieder vorkommenden Abweichungen als Störungen betrachten will; in demselben erkennt Sachs wenigstens zum Theil den Schlüssel zum Verständniss insbesondere der Vorgänge im Vegetationspunkt zelliger Pflanzen. Während also Sachs Wachsthum und Fächerungsbestreben als gegebene (unerklärte) Momente betrachtet und die Funktion des Gesammtwachsthums rücksichtlich der Wandrichtung ohne Hereinziehung von Wachsthumsrichtungen, nur durch Vergleichung der Wandrichtungen unter sich und gegenüber der Umfangsform bestimmt, ging Hofmeister von Wachsthumsrichtungen aus, konnte es jedoch auf diesem Wege nur zur Aufstellung einer für eine beschränkte Anzahl von Fällen nachweisbar gültigen Regel bringen. Die theoretische Construction von Zellhautnetzen bei gegebener äusserer Form an der Hand des Sachs'schen Prinzips ist etwas wesentlich Neues, und der Umstand, dass man auf diese Weise annähernd richtige (d. h. mit der Natur übereinstimmende) Bilder erhält, rechtfertigt, vom rein historischen Standpunkt aus betrachtet, die Behauptung, dass das „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung" sich als ein fruchtbares erwiesen hat.

Das Verhältniss dieser Anschauung von Sachs zur Schleiden-Nägeli'schen Richtung ist leicht zu übersehen. Die Individualität der Zelle ist rücksichtlich der Theilungsweise so zu sagen auf Null herabgedrückt, die Form des Organs oder der ganzen Pflanze dagegen allein in's Auge gefasst. Zellenwachsthum und Zellentheilung wurden zwar schon immer von Nägeli auseinandergehalten; in den Abhandlungen von Sachs geschieht dies jedoch mit ausserordentlich scharfer Betonung.

De Bary spricht gelegentlich einer Kritik (Botanische Zeitung 1879, S. 222) seine Anschauung über die Beziehung des Gesammtwachsthums zur Zellenbildung im Sinne von Sachs aus: „Die Pflanze bildet Zellen, nicht die Zelle bildet die Pflanze." In der von Schleiden begründeten „Hegemonie der Zelle" erblickt De Bary die Quelle eines Fehlers, der darin bestehe, dass in den meisten deutschen Lehrbüchern immer von der Zelle ausgegangen werde.

1) Sachs, Arb. d. bot. Inst. in Würzburg II. 1, S. 48.



Hanstein's Ansicht finde ich in dessen Vortrag über „das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen“ (Heidelberg 1880) ausgesprochen. Welche Theilungsrichtung in einer Zelle ausgeführt wird, hängt nach dieses Autors Auffassung selbstverständlich von dem „angestrebten architektonischen Ergebniss“ ab. Die Theilungsfolge wird so vollzogen, dass die Gesammtmasse der Theilungsprodukte stets die Form annimmt, welche zur Ausbildung der Gestalt des im Wachsen begriffenen Organs die erforderliche ist.

Um nun weiter zu gehen, erinnere ich nochmals daran, dass Hofmeister zuerst auf Vorkommnisse in Vegetationspunkten hinwies, welche eine gewisse Abhängigkeit der Wandrichtungen von Druckverhältnissen als wahrscheinlich erscheinen lassen. Das Vorhandensein einer solchen Abhängigkeit bezeichnete ich schon oben als eine Consequenz der Schwendener'schen Contacttheorie. Hervorzuheben ist nämlich an dieser Stelle unserer historischen Betrachtung, dass eine wirkliche mechanische Ursache wenigstens für die schliessliche Lage der auftretenden Segmentwände der Scheitelzelle in Druckverhältnissen liegt, welche von den die Scheitelzelle umgebenden Zellen herrühren.

Indem ich bezüglich des Näheren auf das Werk Schwenderers verweise, erinnere ich nur daran, dass an eine solche Beeinflussung der schliesslichen Wandrichtungen in der Scheitelzelle nur dann zu denken ist, wenn die jungen Organe höckerartig vorspringen und sich gegenseitig zu drücken beginnen, wobei sie vermöge ihres anatomischen Zusammenhanges mit den nach oben folgenden Zellen eine nach einer bestimmten Richtung gehende Verzerrung derselben veranlassen und auf die jungen Wände (und vielleicht auch auf das Plasma der Scheitelzelle?) modifizirend einwirken. Fasst man die Schwierigkeit ins Auge, das Prinzip der rechtwinkligen Schneidung theoretisch zu begründen, so ist selbstverständlich die Thatsache beachtenswerth, dass bestimmende Ursachen für die schliesslichen Wandrichtungen wirklich mechanisch nachweisbar, solche Wandrichtungen also einigermassen erklärbar sind.

Ferner mache ich auf die von Schwendener neuerdings (Sitzungsbericht der naturf. Fr. zu Berlin S. 162) klar gestellte Thatsache aufmerksam, dass der Scheitel der Marattia-Wurzel konstant von vier

quadrantenartig gelagerten Scheitelzellen eingenommen wird. Bei vielen anderen Gefässkryptogamen ist bekanntlich eine einzige Scheitelzelle ebenso constant. Aus dem ebenAngeführten zu schliessen, dass es der Pflanze gleichgültig sei, ob eine oder mehrere Scheitelzellen die Spitze eines ihrer Organe einnehmen, würde den Thatsachen nicht entsprechen. Die Berücksichtigung der beiden zuletzt aufgeführten Thatsachen erheischt, wie ich zeigen will, die Formulirung einer neuen Auffassung der Beziehungen zwischen Anordnung der Zellen und Gesammtwachsthum.

Dank dem persönlichen Verkehr mit dem zuletzt genannten Forscher bin ich in der Lage, dessen Auffassung kurz folgendermassen zu charakterisiren.

Als bestimmendes Moment für die Anordnung der Zellen und für die Wandrichtungen kommt in Betracht:

Erstens die Individualität der Zelle. Ungeachtet der Gleichartigkeit des Gesammtwachsthums, soweit sich dasselbe in der Form der Scheitelregion ausspricht, ist nämlich in bestimmten Fällen (z. B. Marattia-Wurzel, verglichen mit Wurzeln anderer Gefässkryptogamen) doch eine constante Verschiedenheit in der Anordnung der Zellen in Vegetationspunkten zu beobachten, welche offenbar nicht von der äusseren Form bedingt sein kann.

Ein weiterer Hinweis darauf, dass die Individualität der Zellen nicht ganz aufzugeben ist zu Gunsten des Gesammtwachsthums, d. i. zu Gunsten der äusseren Umrisslinie des Organs, liegt in denjenigen Wachsthumserscheinungen der Zellen, welche hin und wieder beim Absterben von Pflanzenorganen zu Tage treten, z. B. bei Prothallien.

Als Aeusserungen der Zellenindividualität, unabhängig von der äusseren Form, müssen ferner sicherlich auch jene zahlreichen Thatsachen aufgefasst werden, welche uns durch Nägeli u. A. bekannt wurden, dass z. B. in den Segmenten der Scheitelzelle von Dictyota constant zuerst eine mediane Wand auftritt, in anderen Fällen bei ähnlicher Form dagegen immer eine excentrische Wand die erste in der Gliederzelle ist.

Um als einzig bestimmendes Moment für die endlichen Wandrichtungen innerhalb des Vegetationspunktes zu gelten, erscheint jedoch die Individualität der Zelle nicht ausreichend. Es sind vielmehr:



Zweitens mechanische Ursachen hinzuzunehmen, bestehend in Druckwirkungen, welche von dem Contact der seitlichen Organe oder bestimmter Gewebepartieen herrühren und sich nach verschiedenen Seiten fortpflanzen.

Drittens endlich erscheint jene Auffassung, welche der Form, dem Gesammtwachsthum, einen wesentlichen Antheil an der Herrschaft über Zellenanordnung und Zellenwachsthum zuerkennt, nach der Ansicht Schwendeners wohl als naturgemäss und zusagend, aber nicht als streng beweisbar.

Man kommt, wie mir scheint, bei nicht cellulären Pflanzen, welche einen einzigen grossen Schlauch darstellen, den Siphoneen z. B., mit Hülfe der Individualität der Zelle allein zur „Erklärung" der Wachsthumserscheinungen ebenso weit wie mit Anerkennung der Alleinherrschaft der Form. Dagegen halten wir beispielsweise bei vielzelligen kegelförmigen Vegetationspunkten und überhaupt bei Zellkörpern von geschlossener Form die Annahme für berechtigt, dass die einzelnen Zellen ihre Individualität wenigstens zum Theil zu Gunsten der betreffenden Form preisgegeben haben. Aber auch in letzterem Falle liegt für die Anerkennung eines Einflusses der äusseren Form kein zwingender Grund vor. Es sei mir gestattet, auf diesen Punkt hier etwas näher einzugehen.

Hofmeister (Lehre von der Pflanzenzelle § 18) führt zum Beweis des Satzes, dass die Wachsthumsvorgänge eines Vegetationspunktes in ihrer Gesammtheit das Ursächliche, dagegen Theilung, Form und Anordnung seiner Zellen das Bedingte sind, eine Anzahl von Thatsachen vor, welche auf verschiedene Weise gedeutet werden können.

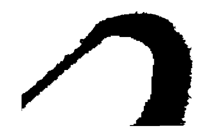
Die interessantesten der dort angeführten Fälle sind die Erscheinungen, welche die unterirdisch angelegten Sprosse von Schistostega osmundacea und Fissidens bryoides beim Hervortreten an das Tageslicht darbieten. So lange die Pflanzen noch unterirdisch vegetiren, besitzen sie bei geradlinig dreizeiliger Blattstellung eine dreiseitige Scheitelzelle von pyramidaler Form, welche ein gleichseitiges Dreieck zur Grundfläche hat. An's Licht getreten, krümmen sich die Stämmchen negativ heliotropisch, und während der Verschiebung der Blätter in zwei Längszeilen und einer schwachen Verbreiterung

des Stengels geht nach Hofmeister bei Schistostega die dreiseitige Scheitelzelle allmälig in die zweischneidig keilförmige über.

Was ist bei diesen Vorgängen primär und was ist sekundär? Die Angaben Hofmeisters geben keine Gewissheit darüber, welche der beiden Erscheinungen als Ursache und welche als Wirkung aufzufassen ist. Die Details, welche sicher beweisen, dass die Formveränderung der Scheitelzelle nie früher, sondern erst dann eintritt, wenn schon Verbreiterung des Stengels stattgefunden hat, vermissen wir in den Beispielen Hofmeisters. Aus den gleichzeitig auftretenden Erscheinungen ist Nichts zu schliessen. Denn aus dem Zusammentreffen einer allmäligen Umwandlung der Scheitelzellform mit einer allmäligen Veränderung der Blattstellung und des Stengelquerschnitts ist auf Ursache und Wirkung innerhalb dieser beiden Vorgänge ein sicherer Schluss nicht zu gewinnen. Dieser Uebergang einer Scheitelzellform in eine andere macht es wohl einigermassen wahrscheinlich, dass der Druck seitlicher Organe modificirend auf die Form der Scheitelzelle einwirke; Druck seitlicher Organe und Gesammtwachsthum sind aber sehr verschiedene Dinge. Schon ehe seitliche Organe auftreten, besass das Mutterorgan bei Schistostega eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle. Da uns aber die Einsicht in den Causalnexus zwischen dem Gesammtwachsthum und dem Vorhandensein der dreiseitig pyramidalen Scheitelzellform zur Zeit nicht vergönnt ist, lässt sich über ein Abhängigkeitsverhältniss beider Momente ebenfalls nichts Bestimmtes behaupten.

Es ist übrigens noch Folgendes zu berücksichtigen. Auch wenn man durch künstlichen Druck auf ein mit einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle versehenes Organ die Entstehung der zweischneidigen Scheitelzellform herbeiführen könnte, liesse sich doch nicht entscheiden, ob der Druck auf die Scheitelzelle selbst, denn ein solcher läge ja dann immer vor, oder ob die Gestaltsveränderung des Scheitels jene Umwandlung verursacht hat.

Aus der Eizelle einer höheren Pflanze lässt sich mit Hülfe des „Prinzips der rechtwinkligen Schneidung“, und indem man immer nur mit den Zellenindividuen operirt, ebenso gut ein vielzelliger Vegetationspunkt construiren, wie unter Zugrundelegung einer bestimmten Gesammtform. Im „Prinzip der rechtwinkligen Schneidung“ einen Beweis für die alleinige Herrschaft der Form über



Zellenanordnung zu sehen, wäre also wohl irrthümlich, da ja sowohl das Gesammtwachsthum, d. i. die Form, als dasjenige der Zellindividuen mit diesem Prinzip regieren können. Die Bedeutung der „rechtwinkligen Schneidung“ liegt darin, dass sie für die vergleichende Betrachtung der Wandrichtungen in den Geweben gemeinsame Gesichtspunkte darbietet, wodurch es möglich wurde, an der Hand dieses Prinzips bei beliebiger Gesammtform Zellhautnetze zu construiren, welche annähernd mit der Natur übereinstimmen. Wir sehen wenigstens, dass dieses Prinzip in zahlreichen Fällen befolgt ist.

Die beiden Lehren, einerseits diejenige, dass ganz allgemein die Form der Pflanze oder des Organs Wachsthum der Zellen und Theilung der Zellen beherrsche, und jene andere, dass in der Natur der Zellen dieses bestimmende Moment liege, stehen sich also nur als Auffassungen gegenüber. Nägeli und Schleiden stehen der ersteren Anschauung ganz ferne, es genügt ihnen die letztere, Hofmeister, Sachs, de Bary u. A. stellen die Form des Organs oder der Pflanze so sehr in den Vordergrund, dass die ältere Auffassung fast als irrthümlich erscheinen könnte. Eine vermittelnde Stellung sehen wir durch Schwendener vertreten. Dieser Autor neigt sich, wie wir oben sahen, der Anschauung zu, dass die Form der Pflanzenorgane und die Individualität der Zelle gleichzeitig als massgebende Momente für Zellenanordnung in's Auge zu fassen sind, wobei indess unentschieden bleibt, wie viel dem einen und wie viel dem andern zuzuschreiben ist.

Wie weit andere Autoren mit den eben geschilderten Auffassungen übereinstimmen, lasse ich dahingestellt; das Eine scheint mir jedoch aus dem Gesagten zur Genüge hervorzugehen, dass es sich um wesentlich drei verschiedene Auffassungen handelt: um zwei extreme und eine vermittelnde.

Nachdem ich nun im Vorstehenden die Verschiedenheit der Auffassungen geschildert habe, trete ich einigen Thatsachen näher, welche mit dieser oder jener Anschauung im Zusammenhang stehen, und hieran wird sich alsdann das Ergebniss einer Untersuchung über die Wachsthumsintensität der Scheitelzelle schliessen.

Die Lehre, dass Zellenwachsthum und Zellentheilung von einander unabhängige Dinge sind, lässt sich aus manchen Stellen der

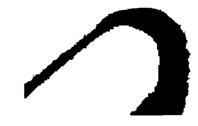
Algenuntersuchungen von Nägeli entnehmen. Bei Beschreibung der Wachsthumsverhältnisse von Dasycladus clavaeformis (Die neueren Algensysteme von C. v. Nägeli) heisst es z. B.: „Diese unterste Blattzelle entsteht aus der Stammzelle durch Auswachsen der Membran und Zellenbildung in dem ausgewachsenen Theile.“ Bei Spirogyra ist jedes Individuum eine einfache Zellreihe, deren Zellen sich alle fortgesetzt in zwei neue gleiche Gliederzellen theilen. Das Wachsthum der Zellreihen durch Zellenbildung dauert eine bestimmte Zeit fort. Hernach wird die Streckung der Gliederzellen geschildert.

Allerdings ist zuzugeben, dass die Zellentheilung, weil in der Algenwelt so oft mit dem Wachsthum Hand in Hand gehend, sehr stark betont ist.

Wenn wir jedoch Stellen finden, wie: „Das Wachsthum der Achsen geschieht allein durch die Zellenbildung in der Endzelle“, wie z. B. bei Callithamnium, so liegt hierin deshalb nichts Unrichtiges, weil „die Zellenbildung in der Endzelle“ kurz vorher als in der Art verlaufend beschrieben wird, dass die Endzelle in einer bestimmten Richtung wächst und sich dann theilt.

Ferner ist aufs Bestimmteste ganz besonders durch Nägeli die Unterscheidung von Scheitelwachsthum und intercalarem Wachsthum gelehrt worden. Sachs unterschied rücksichtlich des Längenwachsthums, gleichfalls von diesem Gesichtspunkt ausgehend, sowie auf Grund eigener Untersuchungen drei Regionen an Organen, welche bereits eine gewisse Länge besitzen: fürs Erste den Vegetationspunkt, wo bei langsamer Volumenzunahme vorwiegend neue Zellen gebildet werden, ferner die insbesondere an Volumen zunehmende Stelle ohne oder mit nur spärlicher Zelltheilung und endlich die älteren nicht mehr in die Länge wachsenden Organtheile (Lehrbuch S. 787).

Die Modalität des Scheitelwachsthums betreffend ist die Ausdrucksweise: „Das Scheitelwachsthum des Stammes wird durch eine Scheitelzelle vermittelt“ cum grano salis berechtigt. Dieser Ausdruck besagt nämlich, dass eine Zelle von gewisser Gestalt den Scheitelpunkt des Stammes einnimmt, wächst und sich — wenigstens eine Zeit lang — regelmässig so theilt, dass immer die eine der Tochterzellen am Scheitel bleibt und der Mutterzelle in mathematischem Sinne ähnlich ist. Die Segmente sind die anderen Tochterzellen; sie mögen stärker, ebenso stark als die Scheitelzelle oder



gar nicht wachsen, ihr Wachsthum ist gleichgültig für die eine Thatsache, dass „das Wachsthum des Stammes durch eine Scheitelzelle vermittelt wird.“ Die Scheitelzelle, wenn sie nur überhaupt wächst — sei es schneller oder langsamer — und sich theilt, ist in ganz besonderer Weise an den Vorgängen in der Scheitelregion betheiligt. Es besteht nämlich, abgesehen von der meist verschiedenen Gestalt der Scheitelzelle und auch abgesehen von der Lage derselben am Scheitel, zwischen ihr und den Segmenten immer noch ein gewisser Unterschied. Gemeinsam ist allerdings den successiven Scheitelzellen (eine persistirt ja nicht; vgl. Sachs, Arb. d. bot. Inst. II., 1, S. 91) und den successiven Segmenten, dass diese wie jene Tochterzellen einer Mutterzellgeneration sind. Die successiven Scheitelzellen stehen aber zu einander im Verhältniss von Mutter und Tochter, die successiven Segmente dagegen verhalten sich so zu einander, dass ein Segment die Schwestertochter des nächst älteren ist.

Aus dem Vergleich jugendlicher Stadien mit älteren, z. B. eines Selaginellen-Embryo, an welchem die zweischneidige Scheitelzelle bereits vorhanden ist, mit jüngeren und älteren Selaginella-Sprossen ergibt sich, dass die Scheitelzelle in den zwischenliegenden Stadien sich nicht nur eine Anzahl von Malen getheilt hat, sondern auch dabei gewachsen ist. Denn Bilder, welche darthun, dass die Scheitelzelle, ohne zu wachsen, sich oftmals in typischer Weise getheilt hätte, kennt man beispielsweise bei Selaginella, wo die Entwickelungsgeschichte von Pfeffer studirt wurde, nicht. Mag auch das Scheitelzellwachsthum vieler Pflanzen noch so unbedeutend sein im Vergleich mit jener Volumenzunahme, welche durch das intercalare Wachsthum der Segmente bewirkt wird, die Bedeutung der Scheitelzelle wird hierdurch nicht beeinträchtigt. Zu irgend einer Zeit hat wohl in allen Fällen behufs Bildung der Segmente Wachsthum der Scheitelzelle mit einer gewissen Intensität stattgefunden.

Beiderlei Wachsthumsweisen, das intercalare sowohl als das Scheitelwachsthum, waren schon Gegenstand der Untersuchung. So bekannt nun auch die einschlägigen Arbeiten von Nägeli und Leitgeb (Entstehung und Wachsthum der Wurzeln) und von Sachs (Ueber das Wachsthum der Haupt- und Nebenwurzeln) in ihren Hauptresultaten sind, so ist doch in Beziehung auf erstere Abhandlung an einen wichtigen P[illegible] erinnern.

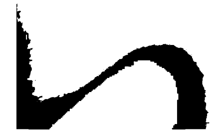
Es erschien den beiden Autoren nämlich keineswegs als selbstverständlich, dass bei Gefässkryptogamen das Flächenwachsthum der nach aussen oder an die Wurzelhaube grenzenden Membranen in der Scheitelregion ihrer Stämme und Wurzeln so vertheilt sei, dass es sein Maximum in der Scheitelzelle habe; sie stellten vielmehr ausdrücklich die Frage, wo das Maximum dieses Flächenwachsthums liege. Von der Antwort auf diese Frage ist weiter unten die Rede; ich hebe hier nur hervor, dass aus dieser Fragestellung allein schon hervorgeht, dass die beiden Forscher nicht der Ansicht waren, die Scheitelzelle müsse von vornherein an irgend einem Wachsthum am stärksten betheiligt sein. Es ist nun neuerdings das Verhältniss der Volumenzunahme in der Scheitelzelle zu derjenigen in den Segmenten von Sachs ins Auge gefasst worden, (Arb. d. bot. Inst. II. 1) und auf diesen Punkt bezieht sich meine im Nachstehenden dargelegte Untersuchung. Ihre Durchführung veranlasste mich andererseits zu dem vorstehenden Versuch einer historischen Beleuchtung jener Ansichten, welche sich über das Verhältniss von Wachsthum und Zellbildung geltend zu machen suchen.

II. Prüfung der Wachsthumsintensität der Scheitelzelle.

A. Widersprechende Ansichten; Voraussetzungen zur Bestimmung der Wachsthumsintensität.

Hofmeister (Pflanzenzelle S. 132 f.) hielt die Scheitelzelle für den Ort der raschesten Massenzunahme, ja er glaubte sogar, eine einzige Scheitelzelle wäre gerade dann vorhanden, wenn die Massenzunahme der Scheitelzelle eines Vegetationspunktes rascher sei als die der nächsten Umgebung derselben. Sachs dagegen hält die Annahme, dass die Scheitelzelle die am ausgiebigsten wachsende Zelle des Vegetationspunktes sei, für wahrscheinlich unrichtig. (Arbeiten des bot. Inst. II. 1 S. 91).

Die Bedeutung der Scheitelzelle ist, wie schon oben ausgeführt, nicht abhängig von der Schnelligkeit ihres Wachsthums im



Vergleich mit dem Wachsthum ihrer Tochterzellen, der Segmente, sondern liegt einzig und allein darin, dass sämmtliche Zellen des eine Scheitelzelle besitzenden Organs nachweisbare Descendenten der einen am Scheitel befindlichen Zellengeneration sind.

Trotzdem ist immerhin die Frage mit Genauigkeit zu prüfen, welcher Antheil am Wachsthum in der Scheitelregion einerseits der Scheitelzelle, andererseits ihren Segmenten zukommt. Die Thatsache, dass bei vielen Florideen, bei Cladophora und anderen Algen ein relativ sehr intensives Scheitelzellwachsthum vorliegt, steht nicht in Widerspruch mit der Anschauung, dass die Form des Organs oder der Pflanze, überhaupt die Umrisslinie des Ganzen, das massgebende Moment für das Wachsthum der Zellen und für ihre Anordnung sei. Wenn es sich auch für manche höhere Pflanzen in der Folge ergeben sollte, dass das Volumen der Scheitelzelle, verglichen mit einem gleichen Volumen der Segmente innerhalb der Scheitelregion nicht am langsamsten zunimmt, so wäre damit nur gezeigt, dass solche Vertheilungsweisen des Wachsthums, wie sie bei manchen Florideen zu beobachten sind, in einem gewissen Grade auch bei höher organisirten Pflanzen vorkommen.

Demzufolge bezieht sich die folgende Untersuchung auf jene Zeit in der Entwickelung eines mit Scheitelzellwachsthum begabten Organs, in welcher wirklich der Organscheitel durch Volumenzunahme und Segmentirung der Scheitelzelle solchen Zellenzonen ihre erste Entstehung gibt, welche später durch intercalares Wachsthum mit oder ohne Zelltheilung die starke Längenzunahme des Organs bewirken. Nur um die Vorgänge in der Scheitelregion handelt es sich. In dieser Region ist bekanntlich die Volumenzunahme im Ganzen und Grossen eine geringe. Es ist kaum nothwendig, zu bemerken, dass ich unter Wachsthum nichts Anderes verstehe, als Volumenzunahme sammt der damit zusammenhängenden Gestaltsveränderung. Unter Scheitelwachsthum bei Organen, welche eine oder mehrere um einen Punkt oder um eine schmale Kante gruppirte Scheitelzellen besitzen, verstehe ich einzig und allein das Wachsthum in der, bezw. in den Scheitelzellen.

Um nun die Art der Vertheilung der Wachsthumsintensität auf die Zellen der Scheitelregion zu ermitteln, sollen zunächst rein theoretisch für die zwei häufigsten Formen von Scheitelzellen — die

dreiseitig pyramidale und die sog. zweischneidige, wie sie z. B. bei Selaginella vorliegt, — diejenigen Flächengrössen von Scheitel- und Segmentzelle, welche der optische Durchschnitt in der gewöhnlichen Seitenansicht bietet, auf die wirklichen Grössen, d. h. auf die Volumina der beiden Zellen zurückgeführt werden. Sind diese Beziehungen für bestimmte Fälle hergestellt, so ergibt sich daraus eine Anzahl von Regeln, gewissermassen ein Massstab, durch dessen Anwendung auf seitliche Flächenprojektionen ähnlicher Zellen aus den Flächengrössen auf die Volumina geschlossen werden kann; die Aehnlichkeit ist hierbei in mathematischem Sinne zu verstehen.

Diese Schlussfolgerungen von seitlichen Projektionsflächen auf die Volumina sind aber auch bei ähnlichen Zellen natürlich nur dann gestattet, wenn die zu beurtheilenden Zellen immer genau in jener Lage zum Beobachter sich befinden, auf Grund welcher die Beziehung gewonnen wurde. Es ist daher ausdrücklich zu betonen, dass die dreiseitig pyramidale Scheitelzelle in jener Lage befindlich gedacht ist, bei welcher die Höhenlinie der Pyramide senkrecht steht, und eine der drei Seitenwände dem Beobachter zugekehrt ist. Die zweischneidige Scheitelzelle sei immer so von der Seite betrachtet, dass die Segmente genau rechts und links liegen, während die Axe der Scheitelzelle senkrecht steht.

Als Zeiteinheit wählte ich diejenige Zeit, welche verfliesst von dem Auftreten einer Segmentwand in der Scheitelzelle bis zur Bildung der nächstfolgenden Segmentwand. Diese Zeit bezeichne ich als einen S c h r i t t. Die absolute Zeitdauer, welche ein Schritt braucht, ist gleichgültig. Die Feststellung des Verhältnisses der Wachsthumsgeschwindigkeit der Scheitelzelle zur Wachsthumsgeschwindigkeit eines gleichen Volumens z. B. in einem zweitjüngsten Segment, die Ermittelung der beiden Wachsthumsgrössen in gleichen Zeiten enthält die Antwort auf die Frage: „Wie rasch wächst die Scheitelzelle, verglichen mit dem jeweiligen zweitjüngsten Segment?"

Diesen Vergleich kann man natürlich nicht ohne Weiteres an der Hand der Zahlen durchführen, welche die Messungen ergeben, sondern es ist unumgänglich nothwendig, als Grundlage für weitere Schlüsse gewisse einfache und möglichst naturgemässe Voraussetzungen zu machen. Als solche bezeichne ich folgende zwei:



1. Die Scheitelzelle verhält sich bezüglich der Volumenzunahme in den auf einander folgenden Schritten gleich.
2. Die successiven Segmente verhalten sich untereinander bezüglich der Volumenzunahme in den aufeinander folgenden Schritten gleich.

In Betreff dieser zwei Voraussetzungen verweise ich auf meine Figur 1, welche in a, b, c drei Stadien des Scheitels eines flachen, nicht in die Dicke wachsenden Organs darstellt, welche an seiner Spitze eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt. Als flach und des Dickenwachsthums entbehrend setze ich das Organ deshalb voraus, weil es dadurch ermöglicht ist, ohne bedeutende Fehler Proportionalität zwischen seitlicher Flächenansicht und Volumen anzunehmen. Ich setze nun den Fall, in Fig. 1c habe Wand 4—4 soeben ein der Scheitelzelle an Volumen gleiches Segment abgeschnitten, die vorige Scheitelzelle habe sich also halbirt, und das drittjüngste Segment sei 16 Mal so gross als das jüngste, sowie es in der Figur annähernd dargestellt ist. Aus diesen Zahlen ist nur dann etwas Bestimmtes zu schliessen, wenn erstens die Scheitelzelle immer wieder zu derselben Grösse heranwächst, die sie vor der Theilung besass, und sich immer behufs Bildung eines Segmentes halbirt, und wenn ausserdem auch die successiven Segmente unter einander sich gleich verhalten, so dass man angesichts der Fig. 1c sagen kann, das drittjüngste Segment (s) sei vor zwei Schritten ebenso gross als das jüngste (s^{II}) in dieser Figur. Lässt man nämlich, wie dies in Figur 1a und 1b geschehen, die Scheitelzelle mit dem Volumen 1 sich immer verdoppeln, die Segmente sich immer vervierfachen, dann erhält man 16 für das drittjüngste Segment. Nur wenn die dem Stadium 1c vorausgehenden Zustände wirklich die in 1a und 1b abgebildeten sind, so geht aus dem in 1c vorliegenden Falle aus den Grössenverhältnissen der Segmente und der Scheitelzelle hervor, dass in diesem Vegetationspunkt die in Betracht gezogenen Segmente in der zwischen Stadium 1a und 1c liegenden Zeit doppelt so rasch gewachsen sind, als die Scheitelzelle. Das Stadium 1c braucht aber nicht gerade das Zwischenstadium 1b durchlaufen zu haben. Sofort nach Erreichung des Zustandes 1a kann Segment s zu der Grösse herangewachsen sein, welche s in 1c besitzt. Denkt man sich Wand 4—4 in 1c entfernt, Wand 3—3 eben entstanden, dann

hätten wir dieses Zwischenstadium. Jetzt soll auch sofort Wand 4—4 auftreten. In diesem Fall dürfte man natürlich aus der Grösse von s in 1c nicht schliessen, dass die betreffenden Segmente noch einmal so rasch wachsen als die Scheitelzelle; denn die Scheitelzelle wüchse ja in den auf einander folgenden Schritten sehr verschieden, im ersten Schritt (Fig. 1a) mit Coëff. 2, im zweiten Schritt (Fig. 1c mit Entfernung von Wand 4—4) mit Coëff. 6, im dritten Schritt (Fig. 1c) gar nicht. Soll also aus dem Zustand 1c überhaupt etwas über Wachsthumsgeschwindigkeit von Scheitelzelle und Segmenten geschlossen werden, so muss irgend eine Voraussetzung gemacht werden über das Verhalten der Scheitelzelle, da dieses Verhalten aus dem fertigen Zustande nicht mehr ersichtlich, und eine directe schrittweise Verfolgung in vielen Fällen nicht ausführbar ist. (Vgl. Prantl, Ueber die Anordnung der Zellen in flächenförmigen Prothallien der Farn, Flora 1878.)

Ebenso ist die zweite Voraussetzung nothwendig. Ist nämlich Zustand 1c in der vorhin geschilderten (nicht abgebildeten) Weise entstanden, dann ist aus der Grösse von s in 1c zu schliessen, dass dieses Segment im ersten Schritt mit Coëff. 16, in den zwei folgenden Schritten gar nicht gewachsen ist, während das Segment s^1 in 1c im ersten Schritt gar nicht wachsen würde. Wenn es sich aber wiederum in vielen Fällen nicht direkt verfolgen lässt, ob sich die successiven Segmente gleich oder in welcher Weise ungleich verhalten, und aus dem fertigen Zustande sich hierüber a priori nichts entnehmen lässt, so ist man gleichfalls zu irgend einer bestimmten Voraussetzuug bezüglich des Verhaltens der Segmente unter sich gezwungen, wofern man überhaupt aus dem vorliegenden Zustande Schlüsse über Wachsthumsintensität der betreffenden Zellen zu ziehen sucht.

Das Flächenwachsthum der Scheitelzelle und der Segmente bei Gefässkryptogamen wurde bereits eingehend von Nägeli und Leitgeb (Beitr. z. wiss. Botanik, Heft IV.) untersucht, wobei sich als Resultat, gültig für die Wurzeln und Stengel der Gefässkryptogamen, ergab, dass das Flächenwachsthum innerhalb der Scheitelregion sein Maximum in der Scheitelzelle oder in den nächsten Segmenten erreiche und nach der Basis hin stetig abnehme. Die erste von den beiden Forschern hierbei gemachte Voraussetzung, dass

nämlich die Scheitelzelle vor der Theilung immer ungefähr die gleiche Grösse erreiche, machte ich oben auch. Die zweite von Nägeli und Leibgeb gemachte Voraussetzung, nämlich Theilung der Scheitelzelle nach ungefähr gleichen Intervallen, fällt hier weg, da ich als Zeiteinheit den oben definirten Schritt betrachte. Was die zweite der von mir gemachten Voraussetzungen betrifft, so wurde dieselbe von den genannten Autoren nicht ausdrücklich hervorgehoben. Aus der successiven Grössenzunahme der Segmente nach unten, welche man in verschiedenen Stadien zu beobachten Gelegenheit hat, ist auf das gleiche Verhalten der auf einander folgenden Segmente wohl mit Sicherheit zu schliessen. Bei der eben citirten Untersuchung handelte es sich also um die Flächenzunahme jener Membranen, welche bei den Stengeln an die Umgebung, bei den Wurzeln an die Wurzelhaube angrenzen. Obwohl sich hierbei nun nicht direkt die Volumenzunahme in der Region der Scheitelzelle und in der Region der Segmente ergab, so steht doch schon das angeführte Resultat in Betreff der Lage des maximalen Flächenwachsthums in sonderbarem Contrast zu einer neueren Darstellung Göbels (Arbeiten des Botan. Instituts in Würzburg II, 2: Ueber das Wachsthum von Metzgeria furcata und Aneura). Aus Göbel's Darstellung erhält man nämlich unzweifelhaft den Eindruck, als ob die Adventivsprossscheitel von Metzgeria eine allgemein verbreitete Erscheinung, die bisher verkannt wurde, sehr deutlich hervortreten lassen, die Erscheinung, „dass die Volumenzunahme gerade am Scheitel und speziell in der Scheitelzelle am geringsten ist.“

B. Beziehung zwischen Volumen und Projektion der Seitenansicht der dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle.

In Fig. 1a[1]) habe sich, das sei angenommen, eine dreiseitig pyramidale Scheitelzelle mit gleichseitiger Grundfläche eben getheilt in ein Segment s und eine neue Scheitelzelle v. Eine Seitenwand der Scheitelzelle sei dem Beobachter zugekehrt, die Höhenlinie der Pyramide verlaufe parallel mit der Ebene des Papiers. Der Projektionsflächeninhalt der Scheitelzelle in dieser seitlichen Ansicht und

1) Oben diente uns dieselbe Figur zu einer anderen Betrachtung.

derjenige des Segments sind absichtlich annähernd gleich gross und zwar etwa 45,5 qmill. Das Volumen der Pyramide v berechnet sich jedoch auf 156 cbmill., das Volumen des Segments s auf c. 500 cbmill.

Um das Volumen des Segments s meiner Fig. 1a annähernd zu erhalten, lassen sich natürlich mehrere Wege einschlagen. In Fig. 2 ist Sektor a b c die Ebene eines Schnittes, welcher parallel mit den Hauptwänden und mitten zwischen denselben durch das Segment s geführt ist. Der Winkel, den die Seitenwände bei a einschliessen, ist etwas weniger als 120°. Die Seitenlängen ab und ac sind durch die Entfernung der beiden Punkte α und β in Fig. 1a gegeben. Die dem Inhalt nach bekannte Fläche der seitlichen Projektion (in der Fig. 2 links), multiplicirt mit der Länge des punktirten Bogens b′ c′, welcher durch den Schwerpunkt dieser Fläche geht, gibt das Volumen des Segmentes s. Ein anderer Weg ginge davon aus, dass die Fläche der Hauptwand ungefähr $^1/_3$ einer Kreisfläche vom Radius a c ist. Der Inhalt dieser partiellen Kreisfläche $\frac{(a\,c)^2\,\pi}{3}$ würde dann mit dem senkrechten Abstande der beiden Hauptwände von einander multiplicirt. Wegen der nicht horizontalen Lage des Segmentes müsste auch hier ein kleinerer Winkel als 120°, also ein etwas grösserer Nenner als 3 eingesetzt werden.

Während sich demnach Scheitelzelle und Segment, beurtheilt nach dem Flächeninhalt der seitlichen Ansicht, im vorliegenden Falle als gleich gross darstellen, so dass sich die Scheitelzelle halbirt zu haben scheint, um ein Segment zu bilden, besitzt das Segment s ein mindestens dreimal so grosses Volumen als die Scheitelzelle v. Nimmt man also an, dass sich die Scheitelzelle bei der Bildung der successiven Segmente gleich verhält, immer wieder zu derselben Grösse heranwächst und immer gleich grosse Segmente abgibt, so ist im vorliegenden und in übereinstimmenden Fällen aus der Grössengleichheit der seitlichen Projektionsflächen einer dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle und ihres eben abgeschnittenen Segmentes zu schliessen, dass die Scheitelzelle innerhalb des Zeitraums von der Erzeugung einer Tochterzelle bis zur Bildung der nächsten, d. i. in einem Schritt, sich dem Volumen nach etwa vervierfachte und hiernach mit dem Coëfficient 4 gewachsen ist.



In Fig. 3 ist ein idealer Scheitel von derselben Form unter anderen Voraussetzungen konstruirt. Die dreiseitige Scheitelzelle, sowie die letzten Segmente innerhalb der Scheitelregion sollen hier innerhalb eines Schrittes wirklich gleich schnell wachsen, und zwar mit dem Wachsthumscoëfficient 2.

Innerhalb eines Schrittes soll demnach Verdoppelung des Volumens der Scheitelzelle sowohl als der letzten Segmente eintreten. Das jüngste Segment sei eben abgeschnitten, ist also so gross als die Scheitelzelle v.

Hier tritt nun wiederum recht auffällig der Unterschied zwischen Volumen und der Grösse der seitlichen Flächenprojektion zu Tage. Die Messungen beider Grössen ergaben für Scheitelzelle und Segmente:

	Volumen.	Flächengrösse der Seitenansicht.
Scheitelzelle v	= 660 cbmill.	130 qmill.
Segment $s^{I.}$	= 720 cbmill.	48 qmill.
Segment $s^{II.}$	= 1500 cbmill.	85 qmill.

Diese Zahlen zeigen annähernd schrittweise Verdoppelung der Volumina der Scheitelzelle sowohl als des Segmentes. In der Seitenansicht aber entspricht der Volumengleichheit von Gipfelzelle und jüngstem Segment eine fast drei Mal grössere Fläche der ersteren gegenüber dem jüngsten Segment. Letzteres erscheint in dieser Ansicht etwa $^1/_3$ Mal so gross als die Scheitelzelle, die Scheitelzelle erscheint $1^1/_2$ Mal grösser als das zweitjüngste Segment.

Indem wir uns wiederum an die oben aufgestellten zwei Voraussetzungen erinnern, gewinnen wir aus dem oben Angeführten als Folgerung, gültig für jene Fälle, in welchen ähnliche Zellen zur Beurtheilung vorliegen, den Satz: Gewährt ein Scheitel mit dreiseitig pyramidaler Scheitelzelle (vgl. Fig. 3) ein derartiges Bild in der (oben näher bestimmten) Seitenansicht, dass die sichtbare Fläche der Scheitelzelle etwa 3 Mal so gross erscheint, als diejenige des jüngsten, eben abgeschnittenen Segmentes, und etwa $1^1/_2$ Mal so gross als die des zweitjüngsten Segmentes, so sind dem Volumen nach Scheitelzelle und jüngstes Segment gleich, das zweitjüngste Segment etwas mehr als doppelt so gross als die Scheitelzelle, und es besitzen in diesem Falle Scheitelzelle und jüngstes Segment gleiche Wachsthumsintensität, sie wachsen beide mit Coëfficient 2.

C. Beziehung zwischen Volumen und Projection der Seitenansicht der „zweischneidigen" Scheitelzelle.

Das Verhältniss zwischen Volumen und seitlicher Flächenprojection bei der sogenannten zweischneidigen Scheitelzelle, welche von oben dem Querschnitt einer biconvexen Linse gleicht, und deren Vorkommen bekanntlich bei bilateralen Organen (kriechende Stämme von Farnen, Stämmchen vieler Selaginellen) ein häufiges ist, gestaltet sich natürlich etwas anders, als bei der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle. Ich habe hier jene zweischneidige Scheitelzellform im Auge, deren zwei jüngste Segmentwände die Scheitelzelle auch auf ihren schmalen Seiten umfsssen, nicht allenfalls diejenige, welche durch zweireihige Segmentirung blos eine Zellfläche erzeugt.

Die Grundfläche der zweischneidigen Scheitelzelle besitzt einen längeren Durchmesser, der etwa 2 Mal so lang ist, als ihr kürzerer. Von der Grundflächenwölbung ist bei der augenblicklichen Betrachtung abgesehen. Vergleicht man unter dieser Voraussetzung die zweischneidige Scheitelzelle mit einer dreiseitig pyramidalen, so ergibt sich leicht:

Eine zweischneidige Scheitelzelle besitzt ein mehr als doppelt so grosses Volumen als eine dreiseitig pyramidale von gleichem Flächeninhalt derjenigen Seitenansicht, bei welcher die jüngsten Segmente rechts und links liegen. Ich verweise auf die einfache Figur 4.

In dieser Figur stellt das gleichseitige Dreieck ABC die Scheitelansicht einer ebenfalls ohne Wölbung oder mit verschwindend geringer Wölbung gedachten tetraëdrischen Scheitelzelle dar. Die Seitenlänge BC gibt die grösste Breite der Seitenansicht, nämlich die nach aussen grenzende Grundlinie des in der Seitenansicht gesehenen Dreiecks. Eine geradlinige Figur, welche der eben gedachten Grundfläche einer zweischneidigen Scheitelzelle (von Selaginella z. B.) ungefähr entspricht, stellt einen Rhombus dar. Die kürzere Diagonale dieses Rhombus liefert uns die grösste Breite in der gewöhnlichen Seitenansicht; die längere soll nach obiger Annahme doppelt so gross sein als die kürzere. Die zweischneidige Scheitelzelle wird also in diesem Falle als vierseitige Pyramide mit rhombischer Grundfläche betrachtet. Die vier Seitenkanten der Pyramide

sind in der Figur 4 durch die punctirten Linien angedeutet. Ermittelt man die Grundfläche unter Beibehaltung der beiden Kreisbögen (nach $\frac{\beta}{360} r^2 \pi$, vermindert dann das entsprechende Dreieck, wobei β die Grösse des Bogens in Graden ausdrückt), so erhält man fast genau dieselbe Grösse wie bei der Behandlung der Grundfläche als Rhombus. Die beiden zu vergleichenden Scheitelzellen besitzen also die Grundflächen $\triangle$ ABC und Rhombus a b c d. Die Höhe soll für beide Fälle dieselbe (= 40 mill.) sein. Die kürzere Diagonale = Seitenlänge BC sei = 45 mill. Der Flächeninhalt der Seitenansicht ist also in beiden Fällen $\frac{45 \cdot 40}{2} = 900$ qmill. Der Rauminhalt der dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle = $\frac{832 \cdot 40}{3} =$ 11093 cbmill.; der Rauminhalt der zweischneidigen Scheitelzelle = $\frac{2000 \cdot 40}{3} = 26666$ cbmill.

Setzen wir nun zuerst den Fall, das eben entstandene Segment der zweischneidigen Scheitelzelle komme an Flächengrösse in der seitlichen Projektion dem optischen Durchschnitt der Scheitelzelle gleich. Fig. 6 zeigt eine Theilung der zweischneidigen Scheitelzelle im optischen Durchschnitt der Seitenansicht, wobei das jüngste Segment und die Scheitelzelle etwa gleich grosse Flächen darbieten (c. 420 qmill.). Das Volumen der Scheitelzelle v' ist aber 9147 cbmill., etwa $^1/_3$ Mal so gross als das Volumen der ungetheilten Scheitelzelle v' + s', welches 26666 cbmill. beträgt. Die Zelle v' muss also, um zur Zelle v' + s' heranzuwachsen, ihr Volumen nahezu verdreifachen.

Aus gleicher Grösse der Flächen eines eben abgeschnittenen Segmentes und seiner zweischneidigen Schwesterzelle, in der Seitenansicht betrachtet, ist in dem gegebenen Falle zu schliessen, dass die Scheitelzelle annähernd mit dem Coëfficient 3 innerhalb eines Schrittes wächst und zwei Dritttheile ihres Volumens als jüngstes Segment abgibt.

Welches Bild gewährt zweitens die Seitenansicht dann, wenn die zweischneidige Scheitelzelle sich dem Volumen nach eben halbirt hat, um ein Segment zu bilden?

In der Construction Fig. 5 ist Volumengleichheit der beiden Schwesterzellen das Ziel, welches in der Seitenansicht zum Ausdruck gelangen sollte. Die zweischneidige Scheitelzelle $v' + s'$ hat die Höhe H (= 38 mill.), die Zelle v' die Höhe h (= 30 mill.)

$$\text{Volumen von } v' + s' = \frac{1950\,\text{III}\,H}{3} = 24700 \text{ cbmill.}$$

$$\text{Volumen von } v' = \frac{1209 \cdot h}{3} = 12090 \text{ cbmill.}$$

$$\text{Volumen von } s' = 24700 - 12090 = 12610 \text{ cbmill.}$$

Nachdem nun das in der Construction angestrebte Ziel, die Volumengleichheit der beiden Schwesterzellen, annähernd erreicht ist, findet das Grössenverhältniss der optischen Durchschnittsflächen in der Seitenansicht nach Messungen an der Figur seinen Ausdruck in $v' : s' = 510 : 340 = 3 : 2$. Im vorliegenden Falle erscheint hiernach die optische Durchschnittsfläche des eben abgeschnittenen Segmentes in der Seitenansicht $^2/_3$ Mal so gross als die entsprechende Durchschnittsfläche der zweischneidigen Scheitelzelle; dabei liegt eine Verdoppelung des Volumens der Scheitelzelle behufs Segmentbildung vor, oder, was dasselbe ist, eine Wachsthumsintensität der Scheitelzelle innerhalb dieses Schnittes, welche dem Coëfficienten 2 entspricht.

Da das Grössenverhältniss zwischen dreiseitiger und zweischneidiger Scheitelzelle, wie oben ausgeführt wurde, ein derartiges ist, dass die supponirte zweischneidige Scheitelzelle mehr als die doppelte Grösse besitzt gegenüber der tetraëdrischen von gleicher seitlicher Flächenprojection, mussten sich natürlich auch bei Beurtheilung der Volumina der resp. jüngsten Segmente aus deren seitlicher Flächenansicht Verschiedenheiten zwischen den beiden Scheitelzellformen ergeben. Während bei der zuerst betrachteten dreiseitig pyramidalen Scheitelzelle gleiche seitliche Projectionsflächen von Gipfelzelle und jüngstem Segment unmittelbar nach der Theilung auf einen Wachsthumscoëfficient 4 der ersteren deuteten, zeigte ein analoges Grössenverhältniss bei der oben näher bestimmten Form der zweischneidigen Scheitelzelle für dieselbe ein Wachsthum mit dem Coëfficient 3 an. Ferner war der Schluss auf eine Wachsthumsintensität der Scheitelzelle, entsprechend dem Coëfficient 2, also auf Volumengleichheit von Scheitelzelle und jüngstem Segment unmittelbar nach der Theilung, bei der dreiseitig

pyramidalen Gipfelzelle dann berechtigt, wenn das jüngste, eben abgeschnittene, Segment seitlich projicirt etwa $^1/_3$ Mal so gross erschien, während im angenommenen Falle der zweischneidigen Scheitelzelle das jüngste Segment im optischen Durchschnitt der Seitenansicht ungefähr $^2/_3$ Mal so gross sich darstellt, als die optische Durchschnittsfläche der Scheitelzelle.

Nochmals bemerke ich, dass Fig. 1a und Fig. 3 bei der dreiseitigen, Fig. 5 und 6 bei der zweischneidigen Scheitelzelle zu Grunde lagen. Selbstverständlich gelten also die gewonnenen Schlüsse für die in diesen Fällen angenommenen Winkelgrössen und Seitenverhältnisse.

Am Schlusse dieser theoretischen Behandlung willkürlich gewählter Fälle nehme ich Veranlassung, ausdrücklich daran zu erinnern, dass eine Vergleichung der Wachsthumsgrössen, also der Volumenzunahme zweier beliebiger Zellen, immer von Coëfficienten ausgehen muss. Die Ausdrücke „gleich schnell wachsen", „schneller wachsen", können sich nie auf absoluten, sondern immer blos auf relativen Zuwachs beziehen.

D. Beurtheilung concreter Fälle.

Dictyota (nach Nägeli).

Bei Dictyota besitzen die Segmente ausgiebiges Breitenwachsthum. Ich verweise auf Fig. 12 Taf. V in den „Neueren Algensystemen" von C. Nägeli (1847), jenes bekannte Bild, welches auch im Lehrbuche von Sachs (S. 180) Aufnahme fand. Das jüngste Segment ist der Fläche nach etwa so gross als die Scheitelzelle, dem Volumen nach etwas grösser. Die Scheitelzelle muss, um wiederum in gleicher Weise ein Segment abzuschneiden, jedenfalls ungefähr mit dem Coëfficient 2 wachsen. Die Flächengrössen der Segmente b, c, d sind beziehungsweise durch die Zahlen 50, 97, 164 ausgedrückt. Vom Dickenwachsthum kann in dieser Region füglich noch abgesehen werden. Angenommen, Segment b sei eben abgeschnitten, so wächst dasselbe unter den bekannten Voraussetzungen im ersten Schritt seines Lebens fast so schnell als die Scheitelzelle,

d. h. beinahe mit C. 2; im 2. Schritt nur mit C. 1, 8; im 3. nur mit 1, 3. Die grösste Volumenzunahme in der in Betracht gezogenen Region findet also in der Scheitelzelle statt.

Hypoglossum Leprieurii (nach Nägeli).

Diese Florideengattung bietet nach den Abbildungen von Nägeli (1. Heft der pflanzenphysiol. Untersuchungen Taf VIII. Fig. 3, 8, 9, 10) folgende Verhältnisse in der Scheitelregion dar. Das Dickenwachsthum beginnt erst in den axilen Flächenzellen, das Längenwachsthum der 4—5 jüngsten Segmente ist minimal oder gleich Null. Das Breitenwachsthum in irgend einem der 5 obersten Segmente erreicht unter der Annahme, dass das jüngste eben entstanden, nach angestellten Messungen höchstens den Coëff. 1, 2. Was nun die Volumenzunahme in der Scheitelzelle betrifft, so berechnet sich der Rauminhalt der Scheitelzelle gegenüber demjenigen des jüngsten Segmentes so, dass die Scheitelzelle 2—3 $^1/_2$ Mal so gross ist als das jüngste Segment. Die Form der Scheitelzelle wurde hierbei als Cylinder mit aufgesetzter Halbkugel betrachtet. Zur Bildung eines Segmentes von der Grösse der in den Figuren dargestellten jüngsten müsste die Scheitelzelle mit Coëff. 1, 5 oder doch mit 1, 3 innerhalb eines Schrittes wachsen, also stärker als eines der 5 obersten Segmente.

Metzgeria furcata (nach Göbel).

Die Göbel'schen Figuren (vgl. dessen Arbeit „Ueber das Wachsthum von Metzgeria furcata und Aneura" in Arbeiten d. b. Inst. in Würzburg II. 2) mussten mir natürlich insbesondere Object der Untersuchung sein.

Angesichts der dort in Fig. 2 und 3 Taf. VII. dargestellten Sprossscheitel stelle ich folgende Fragen: Um wieviel wächst die Scheitelzelle in einem Schritt? Wie gross ist das Segment 4. verglichen mit Segment 1 und wie gross müsste Segment 4 im Vergleich mit Segment 1 sein, wenn ersteres noch ein Mal so rasch gewachsen wäre, als die Scheitelzelle?

Es handelt sich hier um ein flaches Gebilde. Ich bemerke ausdrücklich, dass ich in diesem Falle Proportionalität von seitlicher

Flächenansicht und Volumen angenommen habe. In der erwähnten Figur 3 hat sich die Scheitelzelle eben getheilt; das jüngste Segment ist ebenso gross als die neue Scheitelzelle, die Scheitelzelle hat sich also verdoppelt. Es wird nun vorausgesetzt, dass die neu entstehenden Segmente im Moment des Entstehens annähernd die gleiche Grösse besitzen. In Figur 2 hat auch wirklich die Scheitelzelle unmittelbar vor dem Auftreten einer Wand die Grösse von Scheitelzelle plus Segment sofort nach der Wandbildung. Die Scheitelzelle muss sich also in dem Zeitraum eines Schrittes verdoppeln. Messungen an den Göbel'schen Figuren ergeben:

Scheitelzelle in Fig. 2 . . . . = 15 qmill.
Scheitelzelle + jüngstes Segment in Fig. 3 = 15 qmill.
Jüngstes Segment in Fig. 3 . . . . = 7,5 qmill.
Scheitelzelle in Fig. 3 . . . . = 7,5 qmill.

Als Flächeninhalt der Segmente in Fig. 2 ergibt sich

für das jüngste Segment (1) . . 19 qmill.
- - 2. - - (2) . . 35 qmill.
- - 3. - - (3) . . 64 qmill.
- - 4. - - (4) . . 117 qmill.

Segment 4 ist also, wie auch Göbel angibt, ca. 6 Mal so gross als Segment 1.

Um nun zu zeigen, wie gross Segment 4 im Vergleich mit Segment 1 sein müsste, wenn 4 noch ein Mal so rasch als die Scheitelzelle gewachsen wäre, genügt es, auf meine Fig. 1, welche in a, b, c drei Entwickelungsstadien eines Scheitels zeigt, einen Blick zu werfen. Eine zweischneidige Scheitelzelle sei angenommen, alle Segmente sollen in der gedachten Seitenansicht genau rechts und links liegen. Die Scheitelzelle v ist unmittelbar nach dem Auftreten einer Segmentwand ebenso gross als das jüngste Segment s in Fig. 1a. So oft sie sich verdoppelt, tritt eine neue Wand auf, um ein Segment zu bilden. Ein Segment soll vom Moment seiner Entstehung an doppelt so schnell wachsen als die Scheitelzelle, und alle Segmente sollen sich gleich verhalten. Fassen wir den Moment ins Auge, in welchem die letzte Wandbildung in der Scheitelzelle eben vollendet ist; in diesem Moment ist v = s. Dieser Augenblick sei zugleich der Beginn des ersten von uns zu betrachtenden Schrittes. Am Ende dieses ersten Schrittes ist der Annahme gemäss

v zu 2 v, s, da es doppelt so rasch wachsen soll als v, zu 4 s geworden. Durch die Theilung von 2 v werden wir in den zweiten Schritt hinübergeleitet. 2 v wird hierbei zu $v_1 + s_1$. Wir haben also:

Moment nach der Wandbildung in der Scheitelzelle . . . $v = s$

Ende des I. Schrittes und Anfang des II. . . . . $\begin{cases} 2\,v & 4\,s \\ v_1 + s_1 & 4\,s \end{cases}$

Ende des II. Schrittes und Anfang des III. . . $\begin{cases} 2\,v_1 & 4\,s_1 & 16\,s \\ v_2 + s_2 & 4\,s_1 & 16\,s \end{cases}$

Ende des III. Schrittes u. Anfang. des IV. $\begin{cases} 2\,v_2 & 4\,s_2 & 16\,s_1 & 64\,s \\ v_3 + s_3 & 4\,s_2 & 16\,s_1 & 64\,s \end{cases}$

etc. etc.

Den Moment am Beginn des ersten Schrittes stellt meine Fig. 1a dar; das Resultat des ersten Schrittes und der Beginn des zweiten ist in 1b, das Ergebniss des zweiten Schrittes und der Beginn des dritten in 1c gegeben. Da die Segmente im Moment des Entstehens gleich gross sind, so ist das viertjüngste Segment 64 Mal so gross als das jüngste.

Lassen wir dagegen unter sonst gleichen Verhältnissen die Scheitelzelle v und die vier jüngsten Segmente gleich schnell wachsen und zwar mit Coëff. 2, so erhalten wir:

Ende des I. Schrittes und Anfang des II. . . . . $\begin{cases} 2\,v & 2\,s \\ v_1 + s_1 & 2\,s \end{cases}$

Ende des II. Schrittes und Anfang des III. . . $\begin{cases} 2\,v_1 & 2\,s_1 & 4\,s \\ v_2 + s_2 & 2\,s_1 & 4\,s \end{cases}$

Ende des III. Schrittes u. Anfang des IV. $\begin{cases} 2\,v_2 & 2\,s_2 & 4\,s_1 & 8\,s \\ v_3 + s_3 & 2\,s_2 & 4\,s_1 & 8\,s \end{cases}$

Unter diesen Voraussetzungen wäre also das viertjüngste Segment acht Mal so gross als das jüngste, nicht bloss drei Mal so gross (vgl. Göbel l. c. S. 287).

Die Antwort auf die eine der obigen Fragen lautet hiernach: Wenn Segment 4 noch einmal so rasch gewachsen wäre als die Scheitelzelle, die sich laut Annahme innerhalb eines Schrittes verdoppelt, so wäre das viertjüngste Segment 64 Mal so gross als das eben gebildete jüngste, da sich dann jedes Segment in einem Schritt vervierfachen muss.

Aus den oben angegebenen Grössen entnehmen wir nun im vorliegenden Falle (bei Metzgeria) für ein Segment, welches innerhalb der Scheitelregion verfolgt wird, bezüglich seiner Volumenzunahme im Vergleich mit jener der Scheitelzelle Folgendes: Während sich die Scheitelzelle ein Mal verdoppelt (im 1. Schritt), gelangt das jüngste Segment von der Grösse 7,5 zur Grösse 19.

Wachsthumscoëfficient der Scheitelzelle	. . . .	2
- eines Segmentes im	ersten Schritt	2,53
- - - -	zweiten -	1,84
- - - -	dritten -	1,82
- - - -	vierten -	1,82

Es wachsen hiernach in diesen Adventivsprossen die Segmente im ersten Schritt nach ihrer Entstehung etwas schneller als die Scheitelzelle, in den folgenden Schritten aber langsamer als dieselbe. Sobald nach der Entstehung eines Segmentes die erste Wand in der Scheitelzelle aufgetreten, wächst das betreffende Segment in jedem der zunächst folgenden Schritte langsamer als die Scheitelzelle.

Wenn nun nach alledem im angezogenen Falle die Volumenzunahme an dem ganzen Adventivspross in der Region des jeweiligen jüngsten Segmentes ihr Maximum hat (Coëff. 2, 5), wenn aber ferner schon in der Region des zweit-, dritt- und viertjüngsten Segmentes, — das zweitjüngste liegt der Scheitelzelle unmittelbar an —, die Volumenzunahme mit dem Coëfficient 1,8 erfolgt, so ist klar, dass in diesem Falle das Volumen der Scheitelzelle rascher zunimmt, als ein gleiches Volumen im jeweiligen zweit-, dritt- und viertjüngsten Segment. Die Scheitelzelle wird nur von dem jedesmaligen jüngsten Segment an Wachsthum übertroffen, überholt aber das zweit-, dritt- und viertjüngste.

In meiner Fig. 7 sind dieselben Wachsthumsverhältnisse rücksichtlich der Intensität, wie wir sie eben bei den Adventivsprossen von Metzgeria furcata kennen lernten, auf einen Algenfaden übertragen gedacht, welcher Scheitelwachsthum und intercalares (d. h. Wachsthum der Gliederzellen) besitzt. Die Zone des Segmentes I ist die Zone der raschesten Volumenzunahme. In der Endzelle v ist die zu erwartende, die Scheitelzelle halbirende, Wand angedeutet. Obwohl nun die Gliederzellen scheinbar in ziemlicher Schnelligkeit nach unten an Grösse zunehmen, ist doch ohne Schwierigkeit ersichtlich,

dass innerhalb der betrachteten Region in der Scheitelzelle nicht das Minimum des Wachsthums stattfindet, sondern ein Wachsthum, das zwar langsamer ist, als im jüngsten Glied, aber rascher als im zweit-, dritt- und viertjüngsten.

In Fig. 8 dagegen ist ein anderer Fall dargestellt. Das Längenwachsthum, oder, was hier dasselbe ist, die Volumenzunahme, ist in der Scheitelzelle am geringsten. Letztere wächst nämlich mit dem Wachsthumscoëfficient 1,2; die Segmente besitzen in den drei ersten Schritten den Coëfficient 2, im vierten Schritt den Coëfficient 1,5, im fünften wachsen sie gar nicht mehr. Die letzte Theilung in der Endzelle hat eben stattgefunden.

Angenommen nun, auch in Fig. 7 finde nach rückwärts (gegen die älteren Gliederzellen zu) kein Wachsthum mehr statt, dann kann hier die Frage nach der Volumenzunahme in der Scheitelzelle gegenüber derjenigen „in den Segmenten" entweder auf alle zwischen der Scheitelzelle und Segment V, gelegenen Zellen ausgedehnt werden, was natürlich ausdrücklich zu bemerken ist, und in diesem Falle wächst die Scheitelzelle keineswegs am langsamsten, verglichen mit einem gleichen Volumen zwischen v und Segm. V, wie wir vorhin sahen, oder aber man vergleicht nur v und das jeweilige jüngste Segment im ersten Schritt, dann ist das Resultat: Die Scheitelzelle wächst langsamer als ein gleiches Volumen im jüngsten Segment (oder als ein Segment im ersten Schritt) nicht aber langsamer als „die Segmente".

Bei Zellflächen und Zellkörpern, welche eine Scheitelzelle besitzen, kommt noch folgender Punkt in Betracht. Zöge man hier blos das jüngste Segment in den Vergleich mit ein, so vergliche man die Volumenzunahme der Scheitelzelle nur mit einem seitlich von ihr liegenden gleichen Volumen des Vegetationspunktes, während auf einer anderen Seite der Scheitelzelle Zellen, welche sie unmittelbar berühren, ausser Acht blieben. Da es aber doch nur Interesse haben kann, die Vertheilung der Wachsthumsintensität auf die Scheitelzelle und ihre Umgebung kennen zu lernen, so müssen bei zweischneidigen Scheitelzellen jedenfalls die zwei letzten Segmente, bei dreiseitig pyramidalen die drei letzten Segmente in den

Vergleich mit eingezogen werden. Immer aber muss bei Constatirung des Vergleichsresultates die in Betracht gezogene Region des Scheitels nach der Anzahl der Segmente oder sonst wie näher bezeichnet werden.

Salvinia natans (nach Pringsheim).

Nach annähernder Berechnung ist der Wachsthumscoëfficient der Scheitelzelle an einem Vegetationskegel einer jungen Pflanze etwa 1,4—1,5 (Fig. 7 Taf. XXV. Pringsh. Jahrb. III. Bd.). Die jüngste Wand nahm ich hierbei als eben entstanden an. Die Dickenzunahme in der Region der jüngsten Segmente ist unbedeutend. Der Augenschein lehrt, dass in einem Falle (Fig. 7 l. c.) die zwei jüngsten Segmente dieselbe Grösse besitzen. Andere Bilder (ebenfalls von jungen Pflanzen stammend) machen eine sehr unbedeutende Volumenzunahme auch für das dritt- und viertjüngste Segment wahrscheinlich. Es genügt übrigens die gleiche Grösse der zwei letzten Segmente an einer jungen Pflanze, um uns zu zeigen, dass die Scheitelzelle behufs Bildung der Segmente rascher wächst, als ein Segment in dem ersten Schritt seines Lebens.

Equisetum arvense (nach Cramer).

An Cramer's Figuren hat auch Sachs (Arb. des bot. Inst. in Würzb. II. 1, S. 93) Betrachtungen über Wachsthumsintensität der Scheitelzelle und der Segmente angestellt.

Angenommen, in Fig. 20 Taf. XXXIII. (3. Heft der pflanzenphysiolog. Untersuchungen von Nägeli und Cramer) habe sich die Scheitelzelle soeben in das Segment VII und in eine neue Scheitelzelle v getheilt. Soll jetzt die Scheitelzelle zur nämlichen Grösse heranwachsen, bevor sie sich wiederum theilt, dann muss sie mit dem Coëfficient 3 wachsen. Denn das Volumen des jüngsten Segmentes VII ist ungefähr noch einmal so gross als das Volumen von v. Das zweitjüngste Segment (VI in Cramer's Fig. 19) ist nicht ganz noch einmal so gross als das jüngste. Unter den gewöhnlichen Voraussetzungen würde auch hier die Scheitelzelle innerhalb eines Schrittes schneller wachsen als ein Segment im ersten Schritt seines Lebens. Das drittjüngste Segment (V in Cramer's

Fig. 20) ist dem Volumen nach auch noch so wenig verschieden vom zweitjüngsten, dass ein Segment im betreffenden Schritt nur einen Coëfficienten von 1,3 aufweist.

Angenommen aber auch, wir ständen kurz vor einer Theilung der Scheitelzelle, die nur mit dem Coëfficient 2 wachsen soll, dann wäre immer noch die Volumenzunahme in der Scheitelzelle grösser als die Zunahme eines gleichen Volumens im zweit- und drittjüngsten Segment.

Equisetum scirpoïdes (nach Rees).

Die Messungen am Stammscheitel von Equisetum scirpoïdes, welchen Rees (Jahrb. f. wiss. Bot. VI. Bd. Taf. X. Fig. 1 A, 1 B, 1 C) abgebildet hat, ergeben bei der Annahme, dass das jüngste Segment eben entstanden ist, für die Scheitelzelle annähernd den Wachsthumscoëfficienten 3,5, für das jüngste Segment im ersten Schritt etwa Coëfficient 2, für das zweitjüngste etwa Coëfficient 1,4. Angenommen aber, das jüngste Segment (12 in Fig. 1B von Rees) sei nicht soeben entstanden, sondern es stünde gerade eine Theilung der Scheitelzelle bevor, und angenommen ferner, das zu erwartende dreizehnte Segment sei im Moment seines Entstehens nur $^1/_5$ Mal so gross als das zwölfte nach Durchleben eines Schrittes, dann läge der Fall vor, dass die Scheitelzelle den Wachsthumscoëfficient 1,9, ein Segment im ersten Schritt den C. 5, im zweiten Schritt 2,1, im dritten Schritt den C. 1,4 besässen. Ein Segment im dritten Schritt liegt aber noch unmittelbar der Scheitelzelle an, gehört also noch zur Umgebung der Scheitelzelle. Also in diesem Falle könnte man auch noch nicht sagen, die Scheitelzelle wachse langsamer als z. B. die Segmente in ihrer Umgebung; denn sie überträfe ja ein Segment im dritten Schritt.

Selaginella Martensii (nach Pfeffer).

Der von Pfeffer (Bot. Abhandl. v. Hanstein I. Heft, Taf. VI. Fig. 1) dargestellte Stammscheitel bietet für unsere Frage folgende Anhaltspunkte.

Die Scheitelzelle würde hier, angenommen, Segment 6, in welchem noch keine Wand sichtbar ist, sei eben entstanden, zum



Zwecke der Bildung eines eben so grossen Segmentes und einer neuen Scheitelzelle von der Grösse der alten etwa mit dem Coëfficient 3,2 wachsen müssen. Unter den gewöhnlichen Voraussetzungen nimmt hier ein Segment im ersten Schritt rascher an Volumen zu als die Scheitelzelle, besitzt nämlich ungefähr den Wachsthumscoëfficienten 4,7, im zweiten Schritt 2,4, im dritten 1,5. Die Scheitelzelle würde hiernach nur von dem jeweiligen jüngsten Segment an Wachsthumsschnelligkeit übertroffen.

Setzt man aber den für die Scheitelzelle ungünstigen Fall, dass wir nämlich am Ende eines Schrittes stehen, also unmittelbar vor der Segmentirung und nehmen wir wiederum Volumengleichheit der beiden Schwesterzellen (Scheitel- und Segmentzelle) an, dann liegt innerhalb jener Region, welche die Scheitelzelle und vier Segmente umfasst, das Maximum der Volumenzunahme in den beiden jüngsten Segmenten; in der Scheitelzelle ist die Volumenzunahme noch grösser als im viertjüngsten Segment. —

Ueberblicken wir die behandelten concreten Fälle, so ergibt sich:

Das Maximum der Volumenzunahme innerhalb der Scheitelregion liegt im Allgemeinen entweder in der Scheitelzelle selbst oder in den jüngsten Segmenten. Zieht man die Region, welche die Scheitelzelle und die vier jüngsten Segmente umfasst, in Betracht, so ist in keinem der hier untersuchten Fälle die Volumenzunahme in der Scheitelzelle selbst ein Minimum innerhalb dieser Region.

Die historiche Betrachtung aber führte zum Ergebniss:

Die bekannten Thatsachen nöthigen uns, das Gesammtwachsthum aufzufassen als eine Funktion zweier Variabeln. Die beiden variabeln Grössen sind die äussere Form des Organs und das Zellenindividuum; in der Natur der Sache liegt, dass eine der beiden Grössen in einzelnen Fällen auf Null herabsinken kann. Die schliessliche Lage der Wände und endgültige Anordnung der Zellen ist öfters durch mechanische Einflüsse mit bedingt. —

Ueber die Entwickelungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms.

Ein Beitrag zur Kenntniss des mechanischen Gewebesystems.

Von

Dr. H. Ambronn.

Hierzu Tafel XXVIII—XXXIII.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit ist das Resultat einer Reihe von Untersuchungen, die mich während der letzten drei Semester im hiesigen botanischen Institute beschäftigten.

Ueber die Veranlassung, die hierzu vorhanden war, habe ich nur wenig zu sagen: Nach dem Erscheinen der epochemachenden Schwendener'schen Arbeit über das mechanische Princip[1]) im anatomischen Bau der Monocotylen, in welcher zum ersten Male die Aufstellung eines wirklich anatomisch-physiologischen Gewebe-Systems, des Stereoms, erfolgte, war es Bedürfniss geworden, auch die Entwickelungsgeschichte dieses neuen Gewebesystems kennen zu lernen. Schon Schwendener hatte vermuthet, dass eine entwickelungsgeschichtliche Einheit hier nicht vorhanden sei, und diese Vermuthung wurde durch die bald darauf erfolgten Untersuchungen Haberlandt's[2]) über diesen Gegenstand auf das Glänzendste bestätigt.

---

1) Schwendener, S. Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874.

2) Haberlandt, G. Entwickelungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. Leipzig 1879, Engelmann.

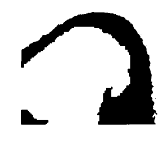
Haberlandt wies nicht nur nach, dass beim Stereom keine entwickelungsgeschichtliche Einheit vorhanden sei, sondern dass diese auch dem Gefässbündelsystem, für welche man dieselbe bis dahin ziemlich allgemein angenommen hatte, abgehe. Hiermit war überhaupt eine Reform der ganzen Entwickelungsgeschichte und in Folge dessen auch der seitherigen Morphologie der Gewebe, welch' letztere schon durch die Schwendener'sche Arbeit einen empfindlichen Stoss erhalten hatte, angebahnt.

Natürlicherweise liessen die Anfechtungen gegen die neue Auffassung der Verhältnisse nicht lange auf sich warten. Doch hat Haberlandt auf die wichtigsten derselben bereits eingehender geantwortet, und ich brauche mich deshalb hier nicht näher damit zu befassen.

Haberlandt hatte zwar seine Untersuchungen auf das ganze Stereom, also auch auf das Collenchym ausgedehnt, doch hat er sich mit dem letzteren nur insoweit beschäftigt, als es nöthig war, auch für dieses Gewebe das Nichtvorhandensein einer entwickelungsgeschichtlichen Einheit zu constatiren. Er hat in Folge dessen nur wenige Untersuchungen in dieser Hinsicht gemacht, und es dürfte deshalb wohl von Interesse sein, an einer grösseren Anzahl Pflanzen nachzuweisen, dass das Collenchym ebensowenig wie der Bast aus nur einem der drei ersten Derivate des Urmeristems, jugendliche Epidermis, Cambium, Grundparenchym, wie sie Haberlandt bezeichnet, hervorgehe.

Dies sollte vorzugsweise der Zweck meiner Untersuchungen sein. Zugleich wollte ich jedoch auch der Frage nach den mechanischen Eigenschaften und Leistungen des Collenchyms näher treten, da hierüber bislang nichts Genaues bekannt war, und deshalb stellte ich auch in dieser Hinsicht eine Reihe Versuche an, die in dem dritten Capitel näher beschrieben werden sollen.

Ueber die Terminologie, die ich im Folgenden anwenden werde, kann ich mich kurz dahin aussprechen, dass ich mich genau derjenigen, welche Schwendener aufgestellt hat, anschliesse. Neue Ausdrücke habe ich nicht eingeführt. Eine Erklärung jener Terminologie zu geben halte ich für überflüssig, da in der betreffenden Abhandlung Inhalt und Umfang der Begriffe Mestom und Stereom vollkommen festgestellt sind.



Ueber die vorhandene diesbezügliche Literatur habe ich ebenfalls nur wenig zu sagen, aus dem einfachen Grunde, weil sehr wenige frühere Untersuchungen über das Collenchym, und eigentlich fast gar keine über die Entwickelungsgeschichte desselben vorlagen. Es scheint mir deshalb unnöthig zu sein, hier in der Einleitung eine allgemeine Besprechung der Literatur des Gegenstandes zu geben, ich werde vielmehr die vorhandenen Notizen bei der Beschreibung der einzelnen Pflanzen, wo es überhaupt nöthig sein sollte, berücksichtigen.

Was die Bezeichnung Collenchym selbst und die Difinition derselben betrifft, so will ich dazu nur noch Folgendes bemerken.[1]) Link wandte bekanntlich zuerst diesen Ausdruck auf die ungleich verdickten gallertigen (daher die Etymologie: ἡ κόλλα, der Leim) Wandungen der Pollenmutterzellen an. Schleiden übertrug sodann denselben auf einige ähnlich verdickte Zellen in der Familie der Cacteen, und in Folge dessen ist er nach und nach allgemein für jenes Gewebe gebraucht worden, dessen Elemente Wandungen haben, die in den Ecken stärker als an den Seiten verdickt sind. Gemäss dieser Entstehung des Ausdrucks werde auch ich im Folgenden als charakteristisches Kennzeichen des Collenchyms jene ungleichen Verdickungen betrachten.

Es liegt mir schliesslich noch die angenehme Pflicht ob, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. S. Schwendener für seine freundliche Unterstützung und das rege Interesse, welches er meinen Untersuchungen angedeihen liess, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

---

1) Vergl. De Bary, Vergl. Anat. S. 127.

I. Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen.

1. Collenchym in Strängen angeordnet.

A. Anlage des Collenchyms und des Mestoms einheitlich.

Als charakteristisch für diesen Typus der Entwickelung sind zu bezeichnen: Colocasia esculenta und jedenfalls eine grosse Anzahl verwandter Araceen, die im anatomischen Baue und zwar hauptsächlich in der Anordnung des Collenchyms fast ganz mit jener Art übereinstimmen, ferner die Familie der Umbelliferen und die der Pipereen, wenigstens sämmtliche Arten dieser beiden Familien, welche mir bei meinen Untersuchungen zu Gebote standen. Von den Araceen mit Collenchymsträngen[1]) konnte ich nur Colocasia esculenta genauer untersuchen, von einer Reihe anderer Arten, wie Alocasia odora, Arum maculatum kenne ich blos die fertigen Zustände, nicht aber die Entwickelungsgeschichte. Ich kann deshalb hier nur von ersterer eine eingehendere Beschreibung geben, die jedoch in den wesentlichsten Punkten auch für jene Arten gültig sein dürfte.

Bei Colocasia esculenta kommt das Collenchym in den Blattstielen in Form von Strängen vor, welche sämmtlich sehr nahe an der Epidermis liegen und in 3—4 concentrischen Kreisen angeordnet sind. (Vergl. Ann. d. sc. nat. Serie 5. Tom. VI. Tab. I. Fig. 5.) Ausser dem Collenchym ist keine einzige specifisch mechanische Zelle vorhanden, denn weder die inneren noch die äusseren Gefässbündel besitzen echte Bastzellen.

1) Nach Engler, Araceae, Prodromus II. pag. 5 ff. kommen Collenchymstränge, welche stets in der Nähe der Epidermis liegen, vor bei allen Aroideen und Amorphophallineae, also z. B. bei Arum, Typhonium, Dracunculus, Pinellia Sauromatum, Arisaema etc. und Amorphophallus, wo jedoch nur ein peripherischer Kreis von Collenchymsträngen vorhanden ist, ferner bei allen Colocasioideen, also bei Colocasia, Caladium, Alocasia, Remusatia, Gonatanthus, Steudnera, Xanthosoma; hier finden sich jedoch oft bis drei concentrische nahe an der Epidermis liegende Kreise von Collenchymbündeln. Engler bezeichnet dieses Collenchym als collenchymatischen Bast, da es auf dem Querschnitte zwar collenchymatischen Verdickungen gliche, auf dem Längsschnitte aber sich durch die Länge der Zellen (2—3 mm) als ein dem echten Bast nahestehendes Gewebe herausstelle.



Die Collenchymstränge sind grösstentheils mit je einem Mestombündel in ein und denselben Radius gestellt, und nur diejenigen des äussersten Kreises sind isolirt, d. h. sie stehen mit keinem der peripherischen Leitbündel in irgend welcher Beziehung. Im ersteren Falle, wo also Collenchym und Mestom combinirt sind, muss man zwei Formen dieser Combination unterscheiden: Entweder grenzt das Collenchym unmittelbar an das Mestom und bildet so einen halbkreisförmigen Beleg, oder es ist von dem zugehörigen Leitbündel durch 1—3 Lagen stärkeführenden Parenchyms getrennt, das seiner Entwickelungsgeschichte gemäss als Epen zu bezeichnen ist. Das Letztere ist der Fall bei den grösseren, am weitesten von der Epidermis entfernten peripherischen Bündeln, das Erstere dagegen bei den kleineren und näher an der Epidermis liegenden. Uebrigens kann man auf jedem Querschnitt zwischen beiden Formen alle Uebergänge beobachten, und selbst bei den Collenchymbündeln des äussersten Kreises, die oben als isolirt bezeichnet wurden, kommen fast regelmässig an der nach innen gekehrten Seite einige zarte cambiformartige Zellen vor, die sich durch die kleineren Lumina und den farblosen plasmatischen Inhalt deutlich von den umgebenden Rindenparenchymzellen unterscheiden. Als was diese letzteren Zellen zu betrachten sind, darüber kann ich mich nicht mit Bestimmtheit äussern; mir scheint jedoch, dass man wohl berechtigt sein dürfte, dieselben als die Elemente eines nur wenig ausgebildeten Mestombündels, dem die Gefässe fehlen, anzusehen.

Die einzelnen Zellen des Collenchyms sind in ausgebildetem Zustande zwar ziemlich gleichmässig verdickt, zeigen jedoch nicht die Eigenschaften des typischen Bastes. Ihre Wandungen sind, wie dies beim Collenchym Regel ist, schwach lichtbrechend, haben einen leicht bläulichen Schimmer und färben sich mit Chlorzinkjodlösung hellblau, bleiben aber bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure[1]) ungefärbt; auch haben dieselben keine dichtere Innenlamelle, die von der übrigen Zellsubstanz sich optisch verschieden verhielte. Sie zeigen jedoch stets einen ausgeprägt prosenchymatischen Charakter, werden nämlich bis 2 mm und darüber lang und besitzen sehr spitz zulaufende Enden. Die Poren sind äusserst spärlich, aber

1) Vergl. Wiesner. Sitzungsb. d. Akad. d. Wiss. Wien (31. Jan. 1878).

immer longitudinal-spaltenförmig. Die Zellen führen niemals Luft; ebensowenig konnte ich in irgend einem Entwickelungsstadium Chlorophyll in denselben finden.

Wie schon erwähnt, liegen die Collenchymstränge sehr nahe an der Epidermis und mit ihnen natürlich auch die zugehörigen Leitbündel.

Die inneren Bündel hingegen, welche keine mechanischen Zellen besitzen, sind von jenen durch eine mehrzellige Schicht Parenchyms getrennt und zwar ist diese Schicht breiter als eine von jenen, welche zwischen je zwei aufeinander folgenden Ringen der inneren Bündel vorhanden sind. Es lässt dieser Umstand schon vermuthen, dass die Entstehung der letzteren eine andere ist, als die der peripherischen Bündel, was in Wirklichkeit auch der Fall ist.

Aus dem Urmeristem differenziren sich sehr bald die Cambiumstränge der inneren Bündel, und das übrige Meristem verwandelt sich bis auf eine einzige subepidermale Zellschicht in ein von Intercellularräumen durchzogenes Gewebe (Taf. I. Fig. 1). Aus dieser einzigen subepidermalen Schicht, die also Bildungsgewebe bleibt, entstehen nun auf eine noch näher zu beschreibende Art und Weise sämmtliche peripherische Mestombündel und Collenchymstränge sammt dem sie umgebenden Rindenparenchym.

Zunächst geht aus jener subepidermalen Schicht durch lebhafte, vorzugsweise tangentiale Theilungen ein Meristemring hervor, der ungefähr aus 5 Zelllagen besteht und eigentlich als Folgemeristem zu bezeichnen wäre. In diesem Ringe von Bildungsgewebe entstehen nun an bestimmten Stellen durch lebhafte Längstheilungen nach allen Richtungen diejenigen Cambiumstränge, aus denen dann später die peripherischen Leit- und Collenchymbündel hervorgehen (Taf. I. Fig. 1, 2, 3 zeigen diesen Entwickelungsgang).

Doch entstehen diese Cambiumstränge nicht etwa alle gleichzeitig, sondern in bestimmter Reihenfolge, indem zuerst diejenigen der grösseren und am weitesten nach innen liegenden Bündel sich aus dem Meristem differenziren, worauf zwischen je zwei derselben und etwas weiter nach aussen ein kleiner Cambiumstrang, und noch später wiederum etwas weiter nach aussen zwischen je einem der grösseren und einem der zuletzt gebildeten abermals ein kleinerer auftritt, und auf ganz analoge Weise in den meisten Fällen noch

etwas später auch der vierte Kreis der Bündel gebildet wird. Ursprünglich bestehen alle diese Stränge aus echtem homogenen Cambium, von dem die nach aussen liegende Partie zu Collenchym, die nach innen liegende zu Mestom wird. Bei den kleineren Bündeln bleibt, wie schon erwähnt, der Zusammenhang zwischen beiden ununterbrochen, während bei den grösseren, also älteren, sich zwischen Collenchym und Leitbündel einige Lagen grosszelligen Parenchyms bilden, die aus Zellen des ursprünglich homogenen Cambiums hervorgegangen und deshalb als Epen zu bezeichnen sind. Die Verwandlung des Cambiums in Parenchym erfolgt dadurch, dass die betreffenden Zellen sich nicht mehr durch Längswände, sondern nur noch durch Querwände theilen.

Die nach Bildung der Cambiumstränge übrig bleibenden Zellen des ursprünglichen Meristemringes verwandeln sich direkt in gewöhnliches Rindenparenchym.

An einer einheitlichen Anlage von Collenchym und Mestom kann hier wohl nicht gezweifelt werden, da beide zunächst aus ein und demselben Meristemringe, den man, wie schon gesagt, eigentlich als Folgemeristem betrachten müsste, und sodann auch aus ein und demselben Cambiumstrange hervorgehen. Es machen auch jene Bündel, bei denen Collenchym und Mestom nicht getrennt sind, ganz den Eindruck wie ein Gefässbündel irgend einer anderen monocotylen Pflanze, das nach aussen einen Bastbeleg hat, nur dass eben hier derselbe nicht als Bast, sondern als Collenchym entwickelt ist, was bei dem lebhaften intercalaren Wachsthum dieser Pflanzen jedenfalls grosse Vortheile bietet.

Nach Schwendener[1]) kommen in den älteren Blattstielen von Colocasia antiquorum an denselben Stellen auch Bündel mit normalem Bast vor. Bei C. esculenta, Alocasia odora und Arum maculatum konnte ich echte Bastzellen nicht beobachten.

Foeniculum officinale.

Bei Foeniculum officinale kommt das Collenchym, wie bei allen anderen von mir untersuchten Umbelliferen, in Strängen vor, die wie bei Colocasia in der Nähe der Epidermis liegen. Jeder dieser

1) L. c. S. 6.

bestimmten Stellen jenes Ringes eine noch lebhaftere Theilung durch Längswände statt, als in den übrigen Partieen desselben. Diese Theilungen erstrecken sich, gewissermassen durch Induction, an den betreffenden Stellen auch auf einige jenem Ringe nach aussen angrenzende Zellen, die sich noch im meristematischen Zustande befinden. Hierdurch entsteht nach und nach ein auf dem Querschnitt ovales Cambiumbündel, das etwas nach aussen über die Grenze des ursprünglichen Meristemringes hervorgewölbt ist (Taf. I. Fig. 6). Auch an der Innenseite ist eine ähnliche Ausbuchtung vorhanden, die dadurch entstanden ist, dass in einigen Zellen vorzugsweise tangentiale Längswände gebildet wurden.

Aus der nach aussen liegenden Wölbung geht nun durch weitere lebhafte Längstheilungen diejenige Partie des Cambiumbündels hervor, die später zur Bildung des Collenchymstranges, des Oelgangs und des schon erwähnten Epenparenchyms verwendet wird, während aus dem übrigen nach innen liegenden Theile das eigentliche Gefässbündel entsteht.

Die Trennung des Collenchyms vom Gefässbündel durch Bildung von Epenparenchym vollzieht sich hier sehr bald und zwar auf ganz ähnliche Weise wie bei Colocasia esculenta. Jedoch kann man auch in den älteren Zuständen stets bemerken, dass jene Parenchymzellen bedeutend kleinere Lumina, als die normal entstandenen Elemente des Rindenparenchyms, und auch kleinere Intercellularräume als diese besitzen.

Aus derjenigen Schicht, welche zwischen dem Cambiumbündel und der Epidermis liegt, und die bei Foeniculum gewöhnlich einfach ist, gehen später ebenfalls Collenchymzellen hervor, doch haben dieselben grössere Lumina, als die aus Cambium entstandenen, und unterscheiden sich auch in einigen anderen Punkten, die schon oben erwähnt wurden, von jenen.

Auch bei Foeniculum officinale findet ähnlich, wie bei Colocasia, die Entstehung sämmtlicher Collenchym- und Gefässbündel nicht gleichzeitig, sondern in bestimmter Reihenfolge statt. Zunächst entstehen in gleichen Abständen von einander gewöhnlich 10—15 Cambiumbündel im Meristemringe, sodann bildet sich zwischen je zwei derselben ein kleineres, so dass nunmehr ungefähr 20—30 vorhanden sind. Aus jedem derselben geht später ein Collenchym- und ein

Gefässbündel hervor. Zwischen je zwei der nunmehr vorhandenen Cambiumbündel wird hierauf aber ebenfalls in jenem Ringe noch ein kleineres gebildet, aus dem jedoch später kein Collenchym, sondern nur ein Gefässbündel entsteht.

Zu bemerken ist noch, dass sämmtliche Gefässbündel in älteren Stadien keinen Bast-, sondern regelmässig einen Collenchymbeleg besitzen, was übrigens auch bei allen anderen Umbelliferen, welche ich untersuchte, der Fall ist.

Diejenigen Theile des Meristemringes, welche zwischen den einzelnen Gefässbündeln liegen, bleiben lange Zeit fortbildungsfähig und schliesslich entstehen aus ihnen die Elemente des mechanischen Ringes, wie er bei den meisten Umbelliferen vorkommt.

Chaerophyllum bulbosum.

Sowohl Anordnung des Collenchyms als Entwickelungsgeschichte und anatomischer Bau desselben bieten bei dieser Umbellifere nichts wesentlich Neues dar. Nur in älteren Internodien kommt es oft vor, dass 2, auch 3 benachbarte Collenchymstränge dadurch, dass die dazwischen liegenden Parenchymzellen sich nachträglich collenchymatisch verdicken, mit einander (Taf. II. Fig. 3s) verschmelzen. Doch unterscheiden sich diese Zellen, ebenso wie jene, welche zwischen der Epidermis und dem Collenchymstrang liegen und ebenfalls collenchymatische Verdickungen zeigen, von den aus Cambium hervorgegangenen durch ihren Chlorophyllgehalt, ihre parenchymatische Form und die vorhandenen Intercellularräume, die bei der nachträglichen Verdickung der Zellen erhalten bleiben. Die Entstehung der eigentlichen Collenchym**stränge**, die also mit je einem Gefässbündel in einem Radius stehen, und deren Elemente sämmtlich einen ausgeprägt prosenchymatischen Charakter tragen, ist, wie schon erwähnt, ganz ähnlich der bei der vorigen Umbellifere beschriebenen. Am besten zu diesen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen eignen sich die jungen Pflanzen im Frühjahr, wenn sie die ersten Blätter entfalten und das Spitzenwachsthum des Vegetationskegels ein sehr lebhaftes ist. Es lassen sich in diesem Stadium sehr gute und klare Schnitte ohne grosse Schwierigkeit herstellen, da die Stammspitze ganz in die jungen Blattanlagen gebettet ist. Man



sieht auch hier in sehr jungen Zuständen, dass sich zunächst ein Verdickungsring aus dem Meristem differenzirt, in welchem sich dann bald in bestimmten Abständen und in bestimmter Reihenfolge, ganz wie bei Foeniculum officinale, Cambiumbündel bilden, die sich ebenfalls nach aussen und innen etwas über jenen Ring hervorwölben und so eine ovale Form annehmen. Die weitere Entwickelung dieser Cambiumbündel ist ebenfalls dieselbe wie bei Foeniculum officinale. Auch hier wird sehr bald ein Oelgang gebildet, und sodann durch Entstehung von Epenparenchym der Zusammenhang zwischen dem Collenchym- und Gefässbündelcambium aufgehoben. Solche Stadien zeigen die beiden Figuren Taf. II. Fig. 1, 2, die ein grösseres und ein kleineres Gefässbündel eines und desselben Querschnittes darstellen. Bei beiden ist der Oelgang bereits vorhanden, bei dem grösseren, also älteren, ist auch schon durch Bildung von Epenparenchym die Trennung der beiden Cambien erfolgt, in dem kleineren dagegen noch nicht. Hier ist das Cambiumbündel, wenn man von den Zellen absieht, welche den Oelgang umgeben und eine parenchymatische Gestalt haben, noch homogen. Doch kann man auch an der anderen Figur noch deutlich erkennen, dass die Lumina der zum Epen gehörigen Zellen bedeutend kleiner sind als die primären Parenchymzellen.

Bemerkenswerth ist noch, dass auch hier der Oelgang, wie es überhaupt bei den Umbelliferen meistentheils der Fall zu sein scheint, sich an das Collenchym anlegt, und gar nicht selten von dem letzteren sogar ganz umschlossen wird; jedenfalls geschieht dies aus mechanischen Gründen, denn das zarte Gewebe des Oelgangs findet, wenigstens in den jungen Stadien der Entwickelung, wo noch kein Bast vorhanden ist, auf diese Weise den besten Schutz.

Die Bildung der ersten Periderms beginnt in der subepidermalen Zellschicht; das Collenchym wird also, obgleich es nach der Entwickelung des starken Bastringes ziemlich überflüssig geworden ist, zunächst nicht abgeworfen; die Zellen desselben werden jedoch durch das starke Dickenwachsthum des Stammes so sehr verzerrt, dass hier und da die Lumina fast verschwinden.

Die Angabe de Bary's[1]), dass bei Chaerophyllum bulbosum

1) De Bary, Vergl. Anat. S. 434.

sich die Collenchymstränge oft in Sclerenchym umwandeln, kann ich nicht bestätigen, wenn unter Sclerenchym jene Bastzellen verstanden sein sollen, welche in vielen anderen Pflanzen ein Umwandlungsproduct der typischen Collenchymzellen sind.

Ligusticum Levisticum.

Auch diese Umbellifere bietet nichts Neues. Der Entwickelungsgang des Collenchyms ist ganz analog dem bei Foeniculum officinale und Chaerophyllum bulbosum. In Taf. I. Fig. 8 ist ein Stück des Querschnitts durch einen älteren Collenchymstrang abgebildet. Wie bei den schon beschriebenen Umbeliferen haben auch hier die Gefässbündel später auf der Aussenseite collenchymatische Belege (Taf. I. Fig. 9).

Melanoselinum decipiens.

Bei Melanoselinum decipiens ist die Entwickelungsgeschichte der Collenchymstränge ebenfalls ganz ähnlich, wie bei den schon angeführten Umbelliferen, auch sind die Gefässbündel später mit Collenchymbelegen versehen.

In einem wesentlichen Punkte verhält sich aber diese Umbellifere anders, wie die bereits beschriebenen. Es sind nämlich im älteren Stamme die Collenchymzellen ziemlich kurz, ungefähr 0,2 mm lang, was seinen Grund in dem sehr beschränkten intercalaren Wachsthum der Internodien hat, welche gewöhnlich nicht länger als 1 bis $1^1/_2$ cm sind. In den Blattstielen dagegen haben die Collenchymzellen ungefähr dieselbe Länge, wie im Stamme der meisten anderen Umbelliferen, also $1—1^1/_2$ mm und noch darüber, da hier das intercalare Wachsthum ein sehr bedeutendes ist.

Bei M. decipiens beginnt die erste Peridermbildung in der subepidermalen Schicht. Bemerkenswerth dabei ist, dass das Product des Phellogens zum grösseren Theile Phelloderm und nur zum geringeren Theile Phellom ist. Ausserdem zeigt das Phelloderm die merkwürdige Eigenschaft, dass sich die Zellen desselben sehr bald nach ihrer Bildung collenchymatisch verdicken und sich auf dem Querschnitt von den direkt darunter liegenden Collenchymzellen nur durch die in Folge ihrer Entstehung reihenweise Anordnung

unterscheiden (Taf. I. Fig. 10). Auf dem Längsschnitt jedoch lässt sich sofort eine deutliche Verschiedenheit zwischen Phelloderm und Collenchymstrang erkennen, da die Elemente des esteren eine parenchymatische und zwar sehr kurze Form zeigen, während die Zellen des letzten gemäss ihrer Entstehung aus Cambium, einen ausgeprägt prosenchymatischen Charakter tragen, obwohl ihre Länge, wie schon erwähnt, durchaus nicht beträchtlich ist.

Rechnet man zum Collenchym alle diejenigen Zellen, deren Wandungen in der Weise ungleichmässig verdickt sind, dass an den Ecken mehr Zellstoff abgelagert ist als in der Mitte der Wände, wodurch also das Lumen auf dem Querschnitt entweder als abgerundet oder nach innen mit Ausbuchtungen versehen erscheint, so muss man auch diese Phellodermzellen als Collenchym betrachten, denn an dem parenchymatischen Charakter derselben darf man keinen Anstoss nehmen, da sehr viele Collenchymmassen, wie z. B. die subepidermalen Collenchymringe bei einem grossen Theile unserer Laubbäume, nur aus parenchymatischen Elementen bestehen. Man kann also ganz gut hier von einer Entstehung des Collenchyms aus Phellogen sprechen.

Ob bei anderen Umbelliferen mit mehrjährigem oberirdischen Stamme eine ähnliche Phellodermbildung vorkommt, muss ich dahin gestellt lassen, da mir von diesen nur Melanoselinum decipiens zu Gebote stand. Die übrigen von mir untersuchten Umbelliferen waren lauter einheimische Arten, bei denen die Thätigkeit des Phellogens sich stets auf Bildung einer nur sehr schwachen Peridermschicht beschränkt.

Petroselinum sativum.

Bei den bisher besprochenen Umbelliferen habe ich nur die Entwickelungsgeschichte der Collenchymstränge im Stamme beschrieben; ich will deshalb auch noch die Verhältnisse, wie wir sie in den Blättern finden, näher besprechen und wähle dazu als Beispiel die Blätter von Petroselinum sativum. In den wesentlichen Punkten stimmen mit dieser Art alle anderen von mir untersuchten Umbelliferen überein, nur dass je nach der Dicke des Blattstiels eine grössere oder geringere Anzahl Collenchymstränge vorhanden ist.

Wir haben es bei den Blättern in den frühesten Stadien nicht mit einem Ringe von Meristem zu thun, in welchem sich dann wie im Stengel die Cambiumbündel bilden, sondern die letzteren differenziren sich direkt aus dem Urmeristem, indem an bestimmten Stellen lebhafte Längstheilungen auftreten. Die Stränge, die auf diese Weise gebildet werden, haben ebenfalls eine ovale Querschnittsform und gehen bis an die Epidermis. Die ursprüngliche Homogenität der Cambiumbündel geht bald verloren, indem sich zunächst, ungefähr in der Mitte, ein Oelgang bildet, und sodann in dem nach der Peripherie zu gelegenen Theile die Cambiumzellen sich sehr bald collenchymatisch verdicken, während die nach innen gelegenen ihre lebhaften Längstheilungen noch eine Zeit lang fortsetzen. In der Nähe des Oelgangs bilden sich hierauf bald Intercellularräume zwischen den Zellen, die nunmehr ihre Längstheilungen einstellen und so zu einer Schicht Epenparenchym werden, wodurch der Zusammenhang des Collenchymcambiums mit dem des Gefässbündels aufgehoben wird. Auch in den Blättern bleibt der Oelgang stets den Collenchymsträngen angelehnt oder ist denselben doch wenigstens näher gelegen als den Leitbündeln. Die Zellen des Collenchyms besitzen gewöhnlich eine Länge von $1-1\frac{1}{2}$ mm und haben auf ihren Längswänden longitudinal spaltenförmige Poren, ihre Form ist stets eine ausgeprägt prosenchymatische.

Eryngium campestre.

Bei dieser Pflanze konnte ich nur die Entwickelungsgeschichte des Collenchyms in den Blättern untersuchen, da an den Exemplaren im hiesigen Universitätsgarten, denen ich das Material entnahm, keine oberirdischen Stämme entwickelt waren.

Die Collenchymstränge sind auch hier, wie bei Petroselinum, nebst den ihnen radial opponirten Gefässbündeln und dem dazwischen liegenden Oelgange und Parenchym stets Derivate der ursprünglich homogenen Cambiumbündel, die sich ebenfalls direkt aus dem Urmeristem differenziren, eine ovale Querschnittform haben und dicht unter der Epidermis liegen (Taf. II. Fig. 4 u. 5).

Die anatomische Beschaffenheit der Collenchymzellen bietet ebenfalls nichts Neues dar, nur in älteren Stadien erleidet ein Theil

derselben eine Umwandlung, die ich bei keiner der anderen Umbelliferen, mit denen ich mich näher beschäftigte, auffinden konnte. Es werden nämlich in sämmtlichen Zellen der nach innen liegenden Hälfte des Collenchymstranges echte Bastzellen gewissermassen eingelagert (Taf. II. Fig. 7, Taf. III. Fig. 1) und zwar genau so, wie dies bereits von Schwendener[1]) für die collenchymatischen Belege der Gefässbündel bei Eryngium planum beschrieben und von Haberlandt[2]) im Allgemeinen für alle Bastzellen angenommen wurde. Die Umwandlung der Collenchymzellen bei E. campestre beginnt in der Nähe des Oelgangs und schreitet von da bis ungefähr zur Mitte des Bündels, also von innen nach aussen, allmählich fort. Es wird zunächst in den betreffenden Collenchymzellen ein dünnes Häutchen an der Innenseite sichtbar, welches optisch von der übrigen Membran differenzirt ist und sich nicht wie diese mit Chlorzinkjod blau färbt, sondern bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure roth wird. Nach und nach wird aus diesem Häutchen ganz so, wie dies Haberlandt beschrieben hat, eine mit starken Wandungen versehene Bastzelle, die sich von anderen Bastzellen nicht im geringsten unterscheidet, die auf ihren Längswänden deutlich linksschiefe Poren besitzt und an beiden Enden spitz zuläuft. Dabei bleibt die ursprüngliche Collenchymmembran, ohne jedoch ihre chemische Beschaffenheit zu ändern, so weit man das aus ihrem Verhalten gegen die genannten Reagentien schliessen darf, zwischen den Bastzellen erhalten, so dass die letzteren aussehen, als wären sie in die ursprünglichen Collenchymzellen eingebettet.

In den Gefässbündeln, auch in den markständigen, befindet sich dagegen keine einzige Bastzelle im Phloëmtheile; denn sowohl die nach aussen als auch die kleineren nach innen an das Bündel angrenzenden Belege bestehen aus typischem Collenchym (Taf. II. Fig. 5), dessen Zellen auf ihren Längswänden deutlich longitudinal-spaltenförmige Poren haben (Taf. III. Fig. 1).

Von den Pipereen, welche, wie schon erwähnt, ebenfalls ein charakteristisches Beispiel für die einheitliche Entstehung der Collen-

---

1) l. c. S. 5.
2) l. c. S. 51 ff.

chymstränge und der peripherischen Gefässbündel darbieten, untersuchte ich genauer die Arten: Piper spurium, Enkea speciosa, Cubeba officinalis und Arthante Rollisnonii.

Bei Piper spurium sind im fertigen Zustande zwei Gefässbündelkreise vorhanden, ein äusserer, in welchem 6—8 grössere und eine Anzahl kleinere Bündel liegen, und ein innerer, der in den meisten Fällen nur aus 4—5 Bündeln besteht. Direkt unter der Epidermis liegen in demselben Radius mit je einem der grösseren peripherischen Leitbündel Collenchymstränge, die unter sich durch eine 2—3zellige Lage ebenfalls collenchymatischen Gewebes verbunden sind. Auf diese Weise kommt ein Collenchymring zu Stande, der an den Stellen, wo die erwähnten Gefässbündel liegen, mit nach innen vorspringenden Pfosten versehen ist (Taf. III. Fig. 2). Der Bastring liegt, wie dies für die Pipereen Regel ist, zwischen den äusseren und inneren Bündeln und zwar so, dass die ersteren in denselben eingesenkt erscheinen. Zwischen dem Collenchym und dem peripherischen Gefässbündelkreise findet sich grünes Rindenparenchym, das jedoch, wie die Entwickelungsgeschichte lehrt, verschiedenen Ursprungs ist.

Zunächst bildet sich im Urmeristem der Vegetationsspitze im Innern ein Kreis von Protenparenchym, und fast gleichzeitig damit entstehen in der Nähe der Peripherie ungefähr 6—8 kleine Inseln, die ebenfalls den Charakter des Urmeristems verlieren und sich in Proten umwandeln. Hierauf wird in dem vorhandenen Bildungsgewebe ein Ring von Proten gebildet, der zwischen jenen Inseln und dem Marke zu liegen kommt, aber so, dass die ersteren noch überall von Bildungsgewebe umgeben bleiben. Aus dem inneren Meristemringe, der hierdurch isolirt worden ist, bilden sich nunmehr die inneren Leitbündel, wie schon erwähnt, gewöhnlich vier an der Zahl. In dem äusseren Meristemringe entstehen bald darauf ebenfalls Cambiumstränge und zwar stets da, wo der Ring nicht von Protenparenchym unterbrochen ist. Auch das übrige Gewebe desselben, die einzige subepidermale Schicht etwa ausgenommen, nimmt einen cambialen Charakter an, da sich seine Elemente vorzugsweise durch Längswände theilen. In diesem Stadium der Entwickelung ist also noch eine zusammenhängende cambiale Gewebemasse zwischen der Epidermis und dem Marke vorhanden, welche nur durch jene Inseln

von Proten, die sich mittlerweile etwas grün gefärbt haben, unterbrochen ist. Sehr bald treten nun aber zwischen den grünen Partieen, also in der Mitte der dort liegenden Cambiumbündel Intercellularräume auf, worauf aus den betreffenden Cambiumzellen, die nunmehr ihre lebhaften Längstheilungen einstellen, Epenparenchym wird, und so die ursprünglich zusammenhängende Cambiummasse in zwei concentrische Ringe zerfällt, zwischen denen sich einige Lagen Parenchym befinden. Die Parenchymschichten bestehen theils aus Proten, theils aus Epen; das letztere ist jedoch von geringerer Mächtigkeit als das erstere, weshalb stets da, wo das Epen liegt, die beiden Cambiumringe sich etwas mehr nähern als an den übrigen Stellen. Aus dem äusseren Cambiumring entsteht nun das Collenchym, während der innere zur Bildung der peripherischen Bündel und des Bastringes verwendet wird. Die grösseren Leitbündel werden stets an den Stellen gebildet, wo das aus Cambium hervorgegangene Rindenparenchym liegt, ebenso die vom Collenchymringe nach innen vorspringenden Pfosten; so kommt es, dass die letzteren immer mit je einem der ersteren in einen Radius zu liegen kommen.

Die Zellen des Collenchyms sind in jungen Internodien ziemlich kurz, gewöhnlich nur 0,3—0,4 mm lang und ohne Fächerung. In älteren Internodien dagegen strecken sie sich bedeutend, oft bis zu $1-1^1/_2$ mm Länge, und zeigen auch nachträglich gebildete Querwände (Taf. III. Fig. 3). Sowohl im jugendlichen Zustande, als auch später führen die Collenchymzellen Spuren von Chlorophyll, welches jedoch viel feinkörniger ist, als dasjenige der Rindenparenchymzellen.[1])

Auch bei P. spurium werden oft die Collenchymzellen in älteren Stadien in Bastzellen verwandelt, ganz ähnlich, wie wir es in den Collenchymsträngen von Eryngium campestre kennen gelernt haben. Es scheint dies überhaupt bei vielen Pipereen der Fall zu sein, und auch Weiss[2]) giebt eine grössere Anzahl an, bei denen dasselbe stattfindet.

---

1) Vergl. Sanio, Ueber endogene Gefässbündelbildung. Bot. Zeit. 1864, S. 198.

2) J. Weiss, Wachsthumsverhältnisse und Gefässbündelverlauf bei den Piperaceen. Inaug. Diss. Flora, 1876, S. 15.

Die Bildung dieser Bastzellen, die sich durch Phloroglucin und Salzsäure intensiv roth färben — während die Collenchymzellen und die zwischen jenen Bastzellen noch vorhandenen Reste derselben dies nicht thun — geht ganz auf dieselbe Weise vor sich, wie ich es bereits bei Eryngium campestre beschrieben habe. Während jedoch bei der letzteren Pflanze, wie wir gesehen haben, sämmtliche nach innen liegende Zellen des Collenchyms eine solche Umwandlung erfahren, tritt diese bei Piper spurium und auch bei den anderen Pipereen, wo eine solche Bastbildung überhaupt vorkommt, nur sporadisch auf. Manche Collenchymzellen bleiben dabei vollständig unverändert (Taf. III Fig. 4).

Zu bemerken ist noch, dass die vorhandenen nachträglich gebildeten Querwände der Collenchymzellen bei der Umwandlung in Bast an der Verdickung nicht Theil nehmen, sondern ebenso zart wie früher bleiben, während dies bei den eigentlichen, also primären, Querwänden der Zellen nicht der Fall ist.

Enkea speciosa.

Diese Art stimmt mit Piper spurium in dem wesentlichsten Punkte überein, nämlich darin, dass Collenchym und peripherische Gefässbündel gemeinsam angelegt werden, doch ist die Gruppirung, in welcher hier die Collenchymzellen auftreten, eine etwas andere als dort. Man kann nämlich allgemein weder von einem continuirlichen Ring noch von isolirten Strängen sprechen, denn beide Fälle kommen vor, und man findet in manchen Internodien einen nur an wenigen Stellen oder überhaupt nicht unterbrochenen Ring, in anderen dagegen eine grössere Anzahl isolirter Stränge, von denen jeder mit je einem peripherischen Gefässbündel in demselben Radius steht. In beiden Fällen liegt das Collenchym nicht direkt unter der Epidermis, wie bei Piper spurium, sondern ist von derselben durch einen aus 4—5 Zellschichten bestehenden Parenchymring getrennt (Taf. III. Fig. 10 u. 11). Ebenso grenzt nach innen an das Collenchyms eine Lage grüner Parenchymzellen, die ich bis an die peripherischen Bündel und den Bastring erstrecken.

Die Entwickelungsgeschichte des Collenchyms ist zwar, wie schon erwähnt, im Wesentlichen dieselbe, wie bei Piper spurium, doch

sind einige weniger wichtige Verschiedenheiten vorhanden, deren nähere Besprechung von Interesse sein dürfte.

Die ersten Derivate des Urmeristems sind auch hier im Innern ein Kreis und in der Nähe der Peripherie eine Anzahl kleiner Inseln von Protenparenchym. Sodann werden die Cambiumstränge der inneren Gefässbündel gebildet, welche hier in zwei concentrischen Kreisen angeordnet sind, worauf das sie umgebende Gewebe ebenfalls zu Proten wird. Schliesslich treten auch in dem noch übrigbleibenden peripherischen Meristemring, in welchem jedoch jene Inseln noch vollständig eingeschlossen sind, Cambiumstränge auf und zwar zunächst zwischen den Protenpartien. Auch hier nimmt, wie bei Piper spurium, fast das ganze Gewebe des peripherischen Meristemringes bald einen cambialen Charakter an, ausgenommen die 2 oder 3 zunächst unterhalb der Epidermis liegenden Zellschichten, welche ihre meristematische Form beibehalten, und aus denen später jene zwischen Epidermis und Collenchym liegende Parenchymzellen hervorgehen. Nachdem noch durch Bildung von Epenparenchym an denselben Stellen, wie bei Piper spurium, die ursprünglich nur von jenen Proteninseln unterbrochene peripherische Cambiummasse in zwei vollständig isolirte Ringe zerfallen, ist die Orientirung der einzelnen Gewebe beendet. Aus dem äusseren Cambium geht das Collenchym, aus dem inneren dagegen der Bastring nebst den peripherischen Gefässbündeln hervor.

Ob ein continuirlicher Ring von Collenchym oder einzelne Bündel gebildet werden, hängt von der Form jener sehr früh auftretenden Proteninseln ab; ändern dieselben ihre ursprüngliche ovale Form nicht, so entsteht ein Ring; wölben sie sich hingegen in der Mitte nach aussen vor, so dass sie ungefähr die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Spitze nach der Peripherie zu liegt, annehmen, so entstehen isolirte Bündel, wie dies aus Taf. III. Fig. 6—9 ersichtlich ist.

Auch bei Enkea speciosa ist es wie bei Piper spurium ganz regelmässig der Fall, dass sich die Collenchymzellen in Bastzellen umwandeln, doch geschieht hier diese Umwandlung in fast allen Zellen, und nur sehr wenige behalten ihre frühere Gestalt bei. So kommt es, dass in allen älteren Internodien oft zwei starke concentrische Bastringe vorhanden sind, zwischen denen die hier sehr zarten

Mestombündel und einige Schichten Rindenparenchyms liegen. In Taf. III. Fig. 12—14 sind drei aufeinanderfolgende Stadien dieser Umwandlung der Collenchymzellen in echte Bastzellen dargestellt. Die Länge der Collenchymzellen und auch der aus denselben entstandenen Bastzellen beträgt 1—$1^1/_2$ mm. Bei den ersteren sind die Poren longitudinal, bei den letzteren schief gestellt. Im Inhalt der noch unveränderten Collenchymzellen findet man auch hier Spuren jenes feinkörnigen Chlorophylls, dessen ich schon bei Piper spurium erwähnte.

Cubeba officinalis.

Auch bei dieser Piperee ist die Entwickelungsgeschichte des Collenchyms im Wesentlichen ganz dieselbe wie bei den beiden schon beschriebenen Arten. Das Collenchym tritt jedoch hier stets in isolirten Strängen auf, die ebenfalls nicht direkt unter der Epidermis liegen, sondern von derselben durch 4—6 Zelllagen getrennt sind (Taf. III. Fig. 5). Die Zellen der letzteren lassen keine Intercellularräume zwischen sich und führen nur Spuren von Chlorophyll, die meisten derselben sind fast farblos, manche von einem rothen Farbstoff erfüllt. Dagegen haben diejenigen, welche zwischen den einzelnen Collenchymbündeln und an der inneren Seite derselben liegen, ziemlich viel Chlorophyll. Die Collenchymzellen selbst sind farblos, nur hier und da sieht man in denselben ganz kleine grüne Körner. Die Zellen sind langgestreckt, gewöhnlich 1 mm lang und in älteren Zuständen einige Male durch zarte Querwände gefächert; auf den Längswänden befinden sich spärliche longitudinale Poren.

Auf die Entwickelungsgeschichte will ich nicht näher eingehen, da sie ganz analog der bei Enkea speciosa ist, nur dass hier regelmässig isolirte Collenchymstränge gebildet werden. Dies kommt daher, dass jene Proteninseln stets die Gestalt eines gleichschenkligen Dreiecks haben, wie ich dies schon bei Enkea speciosa beschrieben habe.

Ein zweiter Unterschied besteht darin, dass bei C. officinalis die Collenchymzellen niemals in Bastzellen umgewandelt werden, sondern ihren collenchymatischen Charakter vollständig beibehalten. Die echten Bastzellen kommen also hier nur im Bastring und in den Lokalbelegen der Gefässbündel vor.

Arthante Rollinsonii.

Das Collenchym tritt hier meistens in isolirten Strängen auf, die in jungen Samenpflanzen und in den unteren Internodien älterer Exemplare stets gesondert bleiben, während in den oberen Internodien oft 3—4 und noch mehr mit einander verschmelzen (Taf. III. Fig. 17). Es geschieht dieses Verschmelzen ganz ähnlich wie bei Chaerophyllum bulbosum dadurch, dass sich die zwischen den Collenchymsträngen liegenden Parenchymzellen collenchymatisch verdicken, also auf eine andere Weise, wie bei Enkea speciosa, wo die Vereinigung bereits in der Anlage vorhanden ist. Die eigentlichen Collenchymstränge sind auch bei Arthante Rollinsonii stets mit je einem der peripherischen Gefässbündel in denselben Radius gestellt. Die Elemente des Collenchyms sind lang gestreckt und zeigen einen ausgeprägt prosenchymatischen Charakter. Poren sind spärlich vorhanden. Im älteren Zustand sind die Collenchymzellen durch zarte Querwände gefächert. Auch hier bemerkt man im Inhalt jene Spuren von feinkörnigem Chlorophyll, von denen ich schon bei den anderen Pipereen sprach. Eine Umwandlung der Collenchymzellen in Bastzellen findet hier nicht statt, die Zellen behalten ihren ursprünglichen Charakter bei, obwohl das Collenchym das einzige specifisch mechanische Gewebe im ganzen Stamme ist, denn die Gefässbündel haben keine Bastzellen, und der mechanische Ring ist nur in der Anlage vorhanden; die Zellen desselben sind durchgängig unverdickt. Die Collenchymstränge liegen auch hier nicht direkt unter der Epidermis, sondern in einer bestimmten Entfernung davon, und diese Entfernung ist je nach der Entstehungszeit des betreffenden Stranges eine grössere oder geringere. Die subepidermale Zellschicht und gewöhnlich auch noch die nächste darunter liegende zeigen hier einen ähnlichen Charakter, wie bei Cubeba officinalis, indem die Zellen derselben in interstitienlosem Verbande stehen und nur wenig Chlorophyll führen.

Die Entwickelungsgeschichte des Collenchyms weicht von derjenigen, welche wir bei den bereits beschriebenen Pipereen kennen gelernt haben, in einigen wichtigen Punkten ab. Zunächst wird allerdings auch hier im Innern ein Kreis und in der Nähe der Peripherie eine Anzahl ovale Inseln von Proten gebildet. Sodann

entstehen die Cambiumstränge der inneren Gefässbündel, die uns jedoch hier nicht weiter interessiren. Es bleibt also nur noch ein peripherischer Ring von Meristem erhalten, in welchem jene Inseln vollkommen eingeschlossen sind. Die letzteren ändern nunmehr ihre ursprünglich ovale Form dahin ab, dass sie an ihrer Innenseite und zwar in der Mitte eine Einbuchtung zeigen und so eine nierenförmige Gestalt annehmen. Diese Einbuchtungen entstehen dadurch, dass bei der weiteren Ausbreitung des Protens die Meristemzellen, welche an den betreffenden Stellen liegen, sich nicht in solches umwandeln, sondern im lückenlosen Verbande verbleiben und sich vorzugsweise durch Längswände theilen. Gleichzeitig bilden sich an den Stellen, welche zwischen je zwei solcher Proteninseln liegen, die Cambiumstränge der grösseren peripherischen Gefässbündel und sehr bald darauf in der Mitte zwischen je zwei von diesen, also an der Stelle, wo jene Einbuchtungen liegen, kleinere Cambiumstränge, aus denen später die nächst kleineren Gefässbündel nebst den zugehörigen Collenchymsträngen hervorgehen. Die zuerst gebildeten Cambiumbündel verhalten sich in ihrer weiteren Entwickelung genau, wie die entsprechenden der bereits beschriebenen Pipereen. In der Mitte entsteht eine Schicht Epenparenchym, wodurch das ursprünglich homogene Cambiumbündel in zwei zerlegt wird, von denen das äussere zu Collenchym, das innere zu Mestom wird. Ganz ebenso verhalten sich auch die kleineren, also später gebildeten Cambiumstränge. Hiermit ist jedoch, wenigstens in den oberen Internodien älterer Pflanzen, die Bildung von Collenchymsträngen und peripherischen Gefässbündeln noch nicht abgeschlossen. Nicht lange nach Entstehung der letzten Bündel tritt zwischen je einem der grösseren und je einem der kleineren nochmals ein Cambiumstrang auf, der sich ebenfalls ganz ähnlich verhält. Er wölbt sich nach aussen etwas in das Protenparenchym vor und theilt sich sodann durch eine Lage Epen in Collenchym- und Mestomcambium (Taf. III. Fig. 16). Jedenfalls kann die Entwickelung neuer Bündel auf diese Weise in älteren Stämmen noch weiter gehen, ich untersuchte nur Exemplare mit etwa 10—12 Internodien.

Man sieht, dass diese Art der Entstehung neuer Mestom- und Collenchympartien manche Uebereinstimmung mit den Verhältnissen, wie wir sie bei den Umbelliferen kennen gelernt haben, zeigen, und



auch Sanio hat bereits auf die grosse Aehnlichkeit zwischen beiden Familien in dieser Beziehung aufmerksam gemacht.[1])

Durch eine derartige successive Entstehung kommt es, dass die grössten Collenchymbündel nur durch 1—2 Zellschichten von der Epidermis getrennt sind, während die übrigen je nach ihrer Entstehung etwas weiter nach innen liegen.

B. Anlage des Collenchyms unabhängig vom Mestom.

Einen Uebergang von der vorigen zu dieser Abtheilung bilden in mancher Hinsicht einige Labiaten, von denen ich als Beispiel Leonurus Cardiaca näher beschreiben will. Auf dem Querschnitt durch einen jungen Stamm sieht man, dass in den Kanten und vorspringenden Leisten Collenchymstränge vorhanden sind, die mit je einem Gefässbündel in demselben Radius liegen, ausgenommen diejenigen, welche in den vier Hauptkanten des Stengels ihren Platz haben und bedeutend grösser als die übrigen sind (Taf. IV Fig. 1). Später wird durch die Thätigkeit des Interfascicularcambiums ein Gefässbündelring gebildet, so dass dann die Unterscheidung einzelner Bündel nicht mehr möglich ist.

Die Entwickelungsgeschichte jener vier Collenchymbündel in den Hauptkanten ist eine andere, als die der übrigen, deren es zwölf sind.

Untersucht man die jüngsten Internodien, so findet man als die ersten Derivate des Urmeristems einen kleinzelligen Verdickungsring, der parallel der Epidermis und in geringer Entfernung von derselben verläuft und das innerhalb dieses Ringes liegende Mark, welches bereits von Intercellularräumen durchzogen ist. In der zwischen dem Verdickungsringe und der Epidermis liegenden Schicht sind die Zellen im lückenlosen Verbande, doch färben sie sich bald grün und lassen dann ebenfalls Intercellularräume zwischen sich sichtbar werden. Nur in den vier Kanten, die durch die Anlage

---

1) l. c. S. 216.

des ersten Blattpaares bereits gebildet sind, bleiben die Zellen zunächst farblos und behalten einen meristematischen Charakter auch insofern bei, als keine luftführenden Interstitien auftreten (Taf. IV Fig. 2 und 3). Sie theilen sich nunmehr sehr lebhaft durch vorzugsweise tangentiale Längswände, und zwar sind es hauptsächlich die der Epidermis zunächst liegenden Zellen, in denen jene Theilungen erfolgen, während die an den Verdickungsring grenzenden sich weniger lebhaft durch Bildung von beliebig orientirten Längswänden vermehren. Dadurch kommt es, dass sich die vier Kanten noch stärker hervorwölben und dass nach aussen in denselben je ein Strang Bildungsgewebe entsteht, dessen Zellen einen deutlich cambialen Charakter tragen, während in der Nähe des Verdickungsrings die Zellen meristematisch bleiben und bald in grünes Rindenparenchym übergehen. Aus jenem cambialen Bildungsgewebe geht später der Collenchymstrang hervor, und zwar verdicken sich zuerst die nach innen liegenden Zellen, während die subepidermale Schicht noch längere Zeit danach ihre Theilungen durch Längswände fortsetzt und somit bewirkt, dass die äusseren Zellen des Collenchymstranges in deutlich radialen Reihen angeordnet sind. Die ersten Gefässbündel, 8 an der Zahl, enstehen in dem Verdickungsringe jedoch nicht in demselben Radius mit den 4 grossen Collenchymsträngen; denn in jeder der 4 Hauptkanten sind 2 Gefässbündel vorhanden, von denen das eine rechts, das andere links von dem Radius liegt, welchen man sich vom Collenchymstrang nach der Mitte des Stengels gezogen denkt. Später entsteht in der Mitte jeder der 4 Seiten des Stengels noch ein Gefässbündel, so dass es nunmehr 12 sind. Die Thätigkeit des Interfascicularcambiums beginnt zwischen den 2 an jeder Kante liegenden Gefässbündeln, so dass die beiden letzteren sehr bald verschmelzen, und es dann den Anschein hat, als ob in jeder Kante ein isolirtes Bündel stände. Nach und nach wird, wie schon erwähnt, ein ununterbrochener Ring gebildet, in dem man einzelne Bündel nicht mehr unterscheiden kann.

Ueberblickt man den Gang der Entwickelung, wie ihn die kantenständigen grossen Collenchymstränge und die Gefässbündel nehmen, so darf man wohl von einem Zusammenhange zwischen dem Gewebe des Collenchyms und jenem Meristemringe, in welchem die Gefässbündel entstehen, sprechen. Es ist also in mancher Hin-



sicht eine Beziehung zwischen Collenchym und Mestom vorhanden, aber doch in einem ganz anderen Sinne, wie bei den Aroideen, Umbelliferen und Pipereen. Etwas ganz Aehnliches scheint bei Lamium purpureum der Fall zu sein, da die Entstehung der kantenständigen Collenchymstränge nach der Beschreibung Haberlandt's auf dieselbe Weise erfolgt wie hier.

Ganz anders verhält sich nun die Entwickelungsgeschichte der kleineren Collenchymrippen, welche in den vorspringenden Leisten ihren Platz haben und stets mit je einem Gefässbündel radial opponirt sind. Bei diesen kann man nicht von einem Zusammenhang sprechen; denn hier entsteht das Bildungsgewebe des Collenchyms vollständig unabhängig von dem Verdickungsringe in dem bereits mit Intercellularräumen durchsetzten Protenparenchym. Während bei den grossen Rippen die Auswölbung, wie wir gesehen haben, hauptsächlich dadurch bewirkt wird, dass sich die in der Nähe der Epidermis gelegenen Zellen durch lebhafte Theilung mittelst tangentialer Längswände vermehren, und dass diese Theilungen in der subepidermalen Schicht auch später noch stattfinden, nachdem sich die nach innen liegenden Zellen bereits collenchymatisch verdickt haben, nimmt die Entwickelungsgeschichte der kleineren Rippen gerade den umgekehrten Gang. Hier wird die Auswölbung nicht durch Theilungen in den primären Rindenzellen bewirkt, sondern durch jene, welche im Verdickungsringe stattfinden und die Bildung des betreffenden Gefässbündels einleiten. Es treten dabei zunächst an der Innenseite des Verdickungsringes in einigen Zellen lebhafte tangentiale Theilungen auf, wodurch, als natürliche Folge, eine Vorwölbung der Peripherie nach aussen entsteht (Taf. IV Fig. 4), die sich bald dadurch vergrössert, dass das Cambium, welches durch jene Theilungen entstanden ist, sofort nach innen Xylem, nach aussen Phloëm bildet. Die nach aussen vorgewölbte Rinde muss nun der durch das Grösserwerden des Gefässbündels entstehenden Spannung genügen, und dies geschieht dadurch, dass in einigen Zellen radiale Wände auftreten. Der parenchymatische Charakter der Rinde wird durch diese Theilungen zunächst fast gar nicht verändert, die schon vor der Gefässbündelbildung vorhandenen Intercellularräume werden beibehalten, ebenso der reichliche Chlorophyllgehalt. Erst später, längere Zeit, nachdem in den grossen Rippen

die collenchymatischen Verdickungen begonnen haben, finden auch in den kleineren solche statt, und zwar nehmen dieselben hier, was sehr charakteristisch für diese Bündel ist, ihren Anfang in der subepidermalen Schicht und setzen sich nach innen fort, während bei jenen das Umgekehrte der Fall ist, und gerade die subepidermale Schicht noch lange in cambialem Zustande bleibt. Auch werden bei den Verdickungen in den kleineren Rippen die bereits vorhandenen Intercellularräume beibehalten, so dass also auch in ziemlich jugendlichem Zustande diese Collenchymzellen bereits luftführende Interstitien zwischen sich haben (Taf. IV. Fig. 5), während die grösseren Rippen in jugendlichen Stadien vollkommen frei davon sind und erst bedeutend später solche zeigen (Taf. IV. Fig. 6). Das Chlorophyll verschwindet bei der Verdickung der Zellen nach und nach, und später sind nur noch Spuren davon zu finden.

Im anatomischen Bau unterscheiden sich die fertigen Zellen in den grösseren und kleineren Rippen eigentlich nur wenig. Diejenigen der ersteren sind regelmässig etwas länger, und ihre Form ist eine ausgeprägt prosenchymatische (Taf. IV. Fig. 7), während die der letzteren, wenn sie auch durch das intercalare Wachsthum der Internodien oft bis über $1/2$ mm lang werden, doch eine mehr parenchymatische Gestalt behalten und nur selten schiefe Querwände zeigen. Poren sind bei beiden ziemlich spärlich, aber longitudinal, doch mehr oval als spaltenförmig, wenigstens bei den Zellen der kleineren Stränge. Fächerung der Zellen ist ebenfalls bei beiden vorhanden, nur ist dieselbe in denen der grösseren Rippen eine häufigere als in den kleineren Bündeln, deren Elemente gewöhnlich nur eine einzige nachträglich gebildete zarte Querwand zeigen.

Wir haben es also bei Leonurus Cardiaca mit zweierlei, ihrer Entstehung nach verschiedenen, Collenchymsträngen zu thun. Bei den grösseren kann man, wie wir gesehen haben, noch von einem Zusammenhange zwischen Collenchym und Mestom sprechen, bei den übrigen hingegen ist es klar, dass eine ähnliche Beziehung nicht existirt, und man kann den Umstand, dass stets ein Collenchymstrang und ein Gefässbündel in demselben Radius stehen, nur dadurch erklären, dass eben das Collenchym, wie die anderen specifisch mechanischen Zellen ebenfalls, nach der Peripherie strebt und sich



so in den durch die Gefässbündelbildung entstandenen vorspringenden Leisten entwickelt.

Salvia officinalis.

Diese Labiate ist in einigen wesentlichen Punkten betreffs der Entstehung des Collenchyms von der vorigen verschieden. Im älteren Stamme sind stets nur 4 Collenchymstränge vorhanden, die in den 4 Kanten ihren Platz haben (Taf. IV. Fig. 9). Weiter nach innen liegen gewöhnlich 2—3 Gefässbündel in jeder Kante, die aber, wie die Entwickelungsgeschichte zeigt, in keiner näheren Beziehung zum Collenchym stehen.

Aus dem Urmeristem differenzirt sich zunächst der Verdickungsring, dessen Zellen wie bei Leonurus Cardiaca enge Lumina haben und im interstitienlosen Verbande stehen, während Mark und primäre Rinde sehr bald von Intercellularräumen durchzogen sind. Nachdem bereits in Folge der ersten Blattanlagen der Stamm stumpf vierkantig geworden ist, und die primären Rindenzellen sich grün gefärbt haben, treten in einigen Zellen, welche in den Kanten liegen und der subepidermalen oder der nächst darunter liegenden Schicht angehören, Längstheilungen auf, zunächst vorzugsweise durch tangentiale Wände, später auch durch radiale (Taf. IV. Fig. 8). Es sind gewöhnlich nur 6—8 Zellen der Protenrinde, in denen diese Theilungen stattfinden, doch führen dieselben ebenso wie das übrige Rindenparenchym schon ziemlich viel Chlorophyll. Hierdurch werden die Kanten noch etwas mehr nach aussen vorgewölbt, und in jeder derselben entsteht direkt unter der Epidermis ein Strang Bildungsgewebe, dessen Elemente sich von den umgebenden Rindenzellen durch engere Lumina und durch ihre grössere Länge unterscheiden. Die Theilungen durch Längswände hören bald auf, und es werden nunmehr in den Ecken der Zellen collenchymatische Verdickungen sichtbar. Je weiter diese Verdickungen fortschreiten, desto mehr verliert sich das Chlorophyll in den Zellen, und im fertigen Zustande sind nur noch geringe Spuren davon vorhanden.

Die Zellen des ausgebildeten Collenchyms sind ziemlich lang, ungefähr $^1/_2$—$^3/_4$ mm, und haben auch meistentheils schiefe Querwände. Auf ihren Längswänden finden sich ziemlich reichlich lon-

gitudinal gestellte Poren, deren Form jedoch eher oval als spaltenförmig zu nennen ist. Fächerung kommt auch hier vor, gewöhnlich ist jede Zelle durch eine nachträgliche Querwand getheilt.

Bei Salvia officinalis entstehen also die Collenchymstränge sämmtlich auf ein und dieselbe Weise durch Theilungen einiger Zellen des Protenparenchyms, welche in den durch die ersten Blattanlagen gebildeten Kanten des Stengels liegen.

Bemerkenswerth ist noch, dass in älteren Internodien oft kleine Bastbündel an der Innenseite der Collenchymstränge liegen. In den meisten Fällen sind dies homogene Bastbündel von einem ungefähr kreisförmigen Querschnitt (Taf. IV. Fig. 10), doch kommt es auch vor, dass innerhalb des Bündels eine Anzahl zarter Zellen vorhanden sind, welche aussehen wie Cambiformzellen und keine collenchymatische Verdickung zeigen (Taf. IV. Fig. 11). Zwischen den Bastzellen hingegen sieht man die Reste von collenchymatisch verdickten Zellwänden und es ist deshalb wahrscheinlich, dass dieselben durch Umwandlung einiger Zellen des Collenchymstranges entstanden sind; wenigstens wird man zu dieser Annahme berechtigt, wenn man die ähnlichen Vorkommnisse bei den Pipereen u. a. in Erwägung zieht. Wie jedoch jene cambiformartigen Zellen in der Mitte der Bastbündel entstehen, kann ich nicht angeben, da ich erst am Schlusse meiner Untersuchungen (im Winter 1879/80) auf diese merkwürdigen Stränge aufmerksam wurde und ihre Entwickelungsgeschichte nicht verfolgen konnte, weil das mir zu Gebote stehende Weingeistmaterial nur aus älteren Internodien bestand. Zu erwähnen ist noch, dass stets in je einem Collenchymstrang auch nur ein solches Bastbündel vorkommt. Es dürften diese Bastbündel wohl etwas Aehnliches sein, wie diejenigen, welche Vesque[1]) bei Lavendula gefunden hat.

Clematis Vitalba.

Bei Clematis Vitalba finden sich Collenchymstränge in den stark vorspringenden Kanten des Stammes. Dieselben sind stets mit je einem der grösseren, ebenfalls in den Kanten liegenden, Gefässbündel in denselben Radius gestellt. Zwischen Collenchymstrang und Leit-

1) Vesque, J., Ann. d. sc. nat. Ser. VI. Tom II. S. 104.




bündel geht der Bastring hindurch, der direkt an den ersteren angrenzt (Taf. V. Fig. 1—4).

Die Zellen des Collenchyms sind im älteren Zustande ziemlich langgestreckt und haben auch schief gestellte Querwände, jedoch besitzen sie keine longitudinalen Poren auf den Längswänden, sondern sehr reichlich kreisrunde und quergestellte ovale (Taf. V. Fig. 3). Die Zellen sind bis über $^1/_2$ mm lang und zeigen nur in vereinzelten Fällen Fächerung. Geringe Spuren von Chlorophyll sind stets in denselben enthalten.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt uns Folgendes: Aus dem Urmeristem bildet sich zunächst ein mit der Epidermis und zwar in geringer Entfernung von derselben parallel laufender Ring kleinzelligen Gewebes, indem in dieser Region sehr lebhafte Längstheilungen in den Zellen auftreten; sodann geht die innerhalb dieses Ringes liegende Partie des Urmeristems in Proten über, und bald darauf geschieht dasselbe mit den 2—3 Zellschichten, welche zwischen der Epidermis und jenem Ringe ihren Platz haben. Die Elemente dieser primären Rinde füllen sich nunmehr mit Chlorophyll und zwar im ganzen Umkreise gleichmässig. Gleichzeitig finden an den Stellen, wo später die Kanten liegen, in jenem Ringe äusserst lebhafte Theilungen durch Längswände, vorzugsweise durch tangentiale statt, während die übrigen Theile des Ringes ziemlich unverändert bleiben.

Hierdurch werden natürlicherweise nach aussen vorspringende Kanten gebildet, die sich, da jene Theilungen noch längere Zeit fortdauern, immer mehr vergrössern. In Folge dessen treten nun auch in den primären Rindenzellen, welche an diesen Kanten liegen, lebhafte Längstheilungen, aber hier vorzugsweise durch radiale Wände, auf, wobei sich der Chlorophyllgehalt der Zellen immer mehr verringert. Während nun die Theilungen dieser in den Kanten liegenden Rindenparenchymzellen bald aufhören, und sich in den Ecken der hierdurch entstandenen Zellen collenchymatische Verdickungen einstellen, dauern dieselben in der nach innen an diese Collenchymzellen angrenzenden Partie des schon mehrfach erwähnten Ringes noch längere Zeit fort, wobei die Zellen desselben jedoch stets chlorophyllfrei bleiben. An der Innenseite werden ziemlich bald und zwar stets in den Kanten die ersten Gefässbündel gebildet, deren

Entwickelung uns jedoch hier nicht weiter interessirt, da sie zum Collenchym in keiner näheren Beziehung steht.

Erst lange, nachdem die Collenchymzellen bereits ihre typischen Verdickungen zeigen, werden in jenem Ringe die ersten Bastzellen gebildet, zunächst in der am weitesten nach aussen liegenden Partie desselben, welche also direkt an das Collenchym und das Rindenparenchym grenzt; von hier aus schreitet die Bildung der Bastzellen centripetal fort, so dass in älteren Stadien ein ziemlich mächtiger Bastring zwischen Rinde und Gefässbündeln vorhanden ist. Dadurch, dass die ersten Bastzellen an der Innenseite der Collenchymstränge gebildet werden, und vor der Entstehung derselben schwache collenchymatische Verdickungen in den betreffenden Zellen vorhanden sind, gewinnt es den Anschein, auf dem Querschnitt wenigstens, als ob ein allmählicher Uebergang zwischen Collenchymstrang und Bastring stattfinde, was jedoch, wie auch der Längsschnitt lehrt, nicht der Fall ist (Taf. V. Fig. 3).

Betrachtet man die Entwickelungsgeschichte, so bleibt wohl kein Zweifel, dass die Entstehung des Collenchyms bei Cl. Vitalba in der primären Rinde, also in dem Protenparenchym erfolgt, und dass, obwohl Collenchymstrang, Bastring und Gefässbündel unmittelbar aufeinander folgen, doch eine einheitliche Anlage des Collenchyms einerseits und des Bastringes nebst Gefässbündeln andererseits nicht vorhanden ist.

Wir haben es hier mit einem ähnlichen Falle zu thun wie bei Salvia officinalis, wo ebenfalls das Collenchym in Folge seines centrifugalen Bestrebens sich in den am weitesten vom Mittelpunkt entfernt liegenden Theilen der Peripherie, also in den nach aussen vorspringenden Kanten, entwickelt. Auch ist es gerade bei C. Vitalba sehr erklärlich, dass die ziemlich starken Collenchymstränge in den strahlenförmig nach aussen ragenden Kanten entstehen, da in schon sehr gestreckten jungen Internodien ausser dem Collenchym keine einzige specifisch mechanische Zelle vorhanden ist. Es ist deshalb die erwähnte Anordnung jedenfalls die rationellste, um dem jungen Stamme die nöthige Festigkeit bei seinem intercalaren Aufbaue zu geben.



Ganz ähnlich, wie bei Clematis Vitalba sind die Verhältnisse bei Aristolochia Clematitis und einigen Cucurbitaceen, auf deren nähere Beschreibung, da sie nichts wesentlich Neues bieten, hier verzichtet werden kann.

Chenopodium anthelminticum.

Von den Chenopodium-Arten habe ich am eingehendsten Ch. anthelminticum untersucht, da mir dies jederzeit im hiesigen Universitätsgarten zu Gebote stand. Das Collenchym tritt hier in Strängen auf, welche in den Kanten des Stengels liegen und zum Bastringe und den Gefässbündeln in keiner näheren Beziehung stehen, weder in Betreff der Anordnung (Taf. V. Fig. 7), noch der Entstehung. Ziemlich gleichzeitig mit der Bildung des Cambiums für Bastring und Gefässbündel treten in den durch die jüngsten Blattanlagen an dem Stengel entstandenen schwach vorspringenden Leisten, und zwar in der ersten oder auch den beiden ersten Zellschichten unter der Epidermis, Längstheilungen in tangentialer und radialer Richtung auf (Taf. V. Fig. 5), in Zellen, die ebenso wie die übrigen der primären Rinde schon etwas grün gefärbt sind. Hierdurch entsteht ein Bildungsgewebe, dessen Elemente eine cambiale Form (Taf. V. Fig. 6) annehmen und sich bald collenchymatisch verdicken, wobei der ursprünglich schon schwache Chlorophyllgehalt allmählich fast ganz verschwindet. Die Zellen der älteren Collenchymstränge führen also nur noch Spuren von Chlorophyll, haben eine deutlich prosenchymatische Form und zeigen, obwohl sie selten über $^1/_2$ mm lang werden, doch ziemlich regelmässig Fächerung durch nachträglich gebildete Querwände. Auf den Längswänden derselben befinden sich longitudinal gestellte Poren.

Wir haben also hier eine ganz ähnliche Entwickelungsgeschichte des Collenchyms, wie bei Salvia officinalis, wo auch durch nachträgliche Theilungen im grünen Parenchym die Anlage der Collenchymstränge erfolgt und zwar ebenfalls in vorspringenden Kanten, die durch die jüngsten Blattanlagen entstanden sind. Dieselben Verhältnisse findet man im Stamme vieler anderen Dicotylen, so bei den meisten Compositen, bei einem grossen Theile der Labiaten etc. Da jedoch diese Art der Entstehung der Collenchymstränge schon

länger bekannt ist, so glaube ich nicht näher darauf eingehen zu müssen, sondern mich auf die angeführten Beispiele beschränken zu können.

Tradescantia Sellowi.

Bei dieser monocotylen Pflanze kommen im Stamme ebenfalls subepidermale Collenchymstränge vor, die sich jedoch betreffs ihrer Anordnung von denen der eben beschriebenen Dicotylen, bei welchen die Anlage des Collenchyms von der des Mestoms gesondert ist, dadurch unterscheiden, dass sie nicht in vorspringenden Kanten oder Leisten ihren Platz haben. Der Stengel von T. Sellowi ist nämlich vollkommen stielrund und die Collenchymstränge liegen in bestimmten, sehr geringen Abständen von einander direct unter der Epidermis (Taf. V. Fig. 9).

Zwischen den Strängen liegen die Spaltöffnungen, und da diese stets in ganz regelmässigen Längsreihen angeordnet sind, so ist die Entfernung zweier Collenchymbündel von einander nie grösser, als die Breite einer einzigen Spaltöffnung nebst ihren beiden Schliesszellen. Man könnte deshalb eher von einem Collenchymring sprechen, der an den Stellen, wo die Spaltöffnungen liegen, unterbrochen ist. Allerdings ist es ziemlich gleichgültig, ob man von isolirten Strängen oder von einem in regelmässigen Abständen unterbrochenen Ringe spricht, aber die Entwickelungsgeschichte zeigt uns, dass in der Anlage ursprünglich ein zusammenhängender Ring vorhanden ist, der dann, allerdings schon sehr früh, durch die Bildung der Spaltöffnungen in isolirte Stränge zerfällt.

In sehr jugendlichen Stadien sieht man nämlich, dass nach Bildung der Gefässbündelcambien das ganze übrige Gewebe in Protenparenchym übergeht, ausgenommen die subepidermale Zellschicht, deren Elemente den meristematischen Charakter beibehalten, also chlorophyllfrei sind und im lückenlosen Verbande bleiben. In dieser Schicht treten nun einige Längstheilungen auf, so dass ungefähr 2—3 Schichten meristematisches Bildungsgewebe daraus entstehen, dessen Zellen bald durch Streckung der Internodien einen entschieden cambialen Charakter annehmen (Taf. V. Fig. 10, 11). Unterdessen haben sich jedoch in der Epidermis in bestimmten Abständen jene Längsreihen von Spaltöffnungen gebildet, worauf die dahinter liegen-



den Zellen des cambialen Ringes durch öftere Quertheilungen in Rindenparenchym übergehen und sich gleichzeitig grün färben.

Auf diese Weise entstehen aus dem ursprünglich zusammenhängenden Ringe die isolirten Bündel, deren Elemente sich nunmehr sehr bald in typische Collenchymzellen umwandeln. Dieselben sind echt prosenchymatisch und erreichen in älteren Internodien oft eine Länge von $1^1/_2$—2 mm. Fächerung konnte ich nicht beobachten. Auf den Längswänden besitzen sie ziemlich reichlich longitudinal gestellte spaltenförmige Poren.

Die Collenchymzellen sind lange Zeit die einzigen specifisch mechanischen Elemente im ganzen Stamm; erst sehr spät bilden sich an den äusseren Leitbündeln kleine Bastbelege.

Ganz ähnlich, wie T. Sellowi, verhalten sich in Betreff des Collenchyms T. virginica und T. erecta.

---

2. Collenchymringe.

A. Anlage des Collenchyms und des Mestoms einheitlich.

Philodendron eximium.

Bei dieser Aracee, die nicht aufrecht steht, sondern emporklettert, tritt das Collenchym sowohl im Stamm als im Blattstiel in der Form eines ununterbrochenen subepidermalen Ringes auf. Derselbe besteht aus 4—5 Zellschichten, deren Elemente nur schwach (Taf. VI. Fig 3) verdickt sind, jedoch kein oder nur sehr wenig Chlorophyll führen und eine deutlich prosenchymatische Form haben. Ihre Länge beträgt gewöhnlich 0,4—0,5 mm, ist also bedeutend geringer, als diejenige der Collenchymzellen bei Colocasia esculenta. Poren sind jedoch bei Ph. eximium häufiger als dort und ebenfalls longitudinal gestellt.

Sehr nahe unterhalb des Collenchymringes liegen die peripherischen Gefässbündel; auch hier sind abwechselnd grössere und kleinere, gewöhnlich in 3 concentrischen Ringen, vorhanden,

die jedoch so nahe an einander grenzen, dass sämmtliche peripherischen Bündel in einem Kreise zu liegen scheinen (Taf. VI. Fig. 1). Auf diese Bündel folgt nach innen ein breiter Ring von Luftgängen durchsetzten Parenchyms und dann erst, ebenfalls in concentrischen Kreisen oder auch ziemlich zerstreut, die inneren Bündel. Sämmtliche Gefässbündel, die am weitesten nach innen liegenden etwa ausgenommen, haben in älteren Stadien nach aussen sehr kleine Bastbelege, die jedenfalls nur als Lokalbelege der betreffenden zarten Mestompartieen aufzufassen sind. Ueberhaupt ist diese Aracee sehr schwach gebaut, was sich jedoch leicht dadurch erklärt, dass dieselbe emporklettert und sich in geringen Zwischenräumen mit ihren Luftwurzeln an andere Gegenstände anklammert, welche ihr die nöthige Stütze gewähren.

Die Entwickelungsgeschichte des Collenchymringes stimmt in manchen Punkten mit derjenigen der Stränge bei Colocasia überein. Auch hier geht das Collenchym nebst den darunter liegenden peripherischen Gefässbündeln und dem dazwischen liegenden chlorophyllführenden Parenchym aus einer einzigen subepidermalen Zellschicht hervor. Durch lebhafte, grösstentheils tangentiale Theilungen entsteht aus dieser Schicht, nachdem bereits die Cambiumstränge der inneren Bündel gebildet sind, und das übrige Gewebe in Parenchym verwandelt ist, ein Meristemring von 6—8 Zellschichten. In den am weitesten nach innen liegenden Schichten dieses Ringes treten nunmehr an bestimmten Stellen und in bestimmter Reihenfolge kleine Cambiumbündel auf (Taf. VI. Fig. 2), aus denen später die peripherischen Gefässbündel hervorgehen; während der übrig bleibende Theil des Meristems fast ganz zur Bildung des Collenchyms verwendet wird. Nur jene Zellen, welche zwischen den Cambiumbündeln und in deren nächster Umgebung liegen, wandeln sich in grünes mit Intercellularräumen versehenes Parenchym um, so dass also später die peripherischen Gefässbündel nicht im Collenchymring selbst liegen, sondern von demselben durch einige Schichten grünen Parenchyms getrennt sind. Dieses Parenchym kann man jedoch nicht als Epen bezeichnen, da die Zellen des Meristemringes, aus denen es hervorgeht, keinen ausgeprägt cambialen Charakter zeigen, sondern noch als Meristem zu betrachten sind.



B. Anlage des Collenchymrings und des Mestoms isolirt.

Unter diese Rubrik dürften wohl sämmtliche Dicotylen gehören, bei denen ein subepidermaler Collenchymring vorkommt; ich brauche deshalb nur einige wenige Beispiele dafür näher zu beschreiben, zumal auch verschiedene derartige Fälle schon bekannt sind.

Volkameria inermis.

Im Stamme dieser Pflanze ist ein ununterbrochener subepidermaler Collenchymring vorhanden, der aus ungefähr 3—4 Zellschichten besteht. Die Entwickelungsgeschichte desselben ist ganz ähnlich, wie diejenige, welche wir bei den Collenchymsträngen von Tradescantia kennen gelernt haben. Auch hier treten in sehr frühen Stadien in der subepidermalen und der zunächst darunter liegenden Zellschicht lebhafte Längstheilungen auf, und es kommt ganz wie bei jener Pflanze zur Bildung eines 2—3schichtigen Cambiumrings (Taf. VI. Fig. 4 und 5), der aber keine Unterbrechung erleidet, und dessen Elemente sich sehr bald collenchymatisch verdicken. Die älteren Collenchymzellen haben auf den Längswänden longitudinal spaltenförmige Poren, sie besitzen eine echt prosenchymatische Gestalt und zeigen regelmässig nachträgliche Fächerung. Ihre Länge beträgt gewöhnlich 1—1½ mm.

Die meisten derselben verwandeln sich später in echte Bastzellen[1]) mit schiefen Poren auf den Längswänden, und zwar ganz auf dieselbe Weise, wie wir dies schon früher bei Eryngium campestre, Piper spurium und Enkea speciosa kennen gelernt haben (Taf. VI. Fig. 6—8). Durch Bildung des ersten Periderms, welche in der innersten Schicht des Collenchymrings vor sich geht, wird dieser nebst den darin gebildeten Bastzellen abgeworfen (Taf. VI. Fig. 7).

1) Vergl. Vesque, l. c. S. 105.

Tournefortia heliotropioides.

Der subepidermale Collenchymring besteht hier gewöhnlich aus 5—6 Zellschichten. Das Bildungsgewebe desselben, welches durch einige Längstheilungen in dem bereits von Intercellularräumen[1]) durchzogenen und chlorophyllhaltigen Rindenparenchym entsteht, kann man nicht als Cambium bezeichnen. Die Zellen verdicken sich sehr bald und lassen grosse Interstitien von oft ganz merkwürdiger Form zwischen sich (Taf. VI. Fig. 9). Auf den Längswänden besitzen sie zahlreiche Poren, die jedoch meistens kreisförmig sind. Chlorophyll ist in geringer Menge auch in den älteren Zellen vorhanden. Die Form derselben kann man nicht prosenchymatisch nennen, da sie selten über $^1/_2$ mm lang sind auch nur hier und da schief gestellte Querwände zeigen.

Hedera Helix.

Der subepidermale Collenchymring wird hier aus 2—4 Zellschichten gebildet. Seine Entwickelungsgeschichte bietet nichts Neues. Auch hier entsteht durch einige Längstheilungen in den äussersten Schichten des bereits grünen Rindenparenchyms ein Bildungsgewebe und aus diesem das Collenchym. Auch hier besitzen die Zellen desselben Intercellularräume zwischen sich, die aber bedeutend kleiner sind, als die bei Tournefortia vorkommenden. Im Alter führen die Collenchymzellen ebenfalls noch Spuren von Chlorophyll, ihre Gestalt ist parenchymatisch, und nur selten findet man schief gestellte Querwände. Die Länge der Zellen beträgt durchschnittlich ungefähr $^1/_4$ mm.

Ganz ähnlich wie bei Hedera Helix sind die Verhältnisse in Betreff des Collenchyms bei vielen anderen Dicotylen, so bei Nerium Oleander, bei den meisten unserer Laubbäume u. s. w.; auch Evonymus europaeus, für welche Pflanze Sanio angiebt, dass der 2—3schichtige Collenchymring aus der subepidermalen Zellschicht hervorgehe, dürfte hierher zu rechnen sein.

1) Vesque, l. c. S. 105.



Etwas anders verhalten sich die Collenchymringe von Urtica canadensis, Ampelopsis quinquefolia, Acanthus mollis. Diese letzteren, die alle zu beschreiben hier viel zu weit führen würde, schliessen sich mehr an Volkameria und Tradescantia an, indem die Längstheilungen in der subepidermalen Zone sehr früh auftreten, und das Bildungsgewebe des Collenchyms mehr einen cambialen Charakter trägt. Auch besitzen die ausgebildeten Collenchmzellen eine echt prosenchymatische Gestalt und erreichen oft eine bedeutende Länge; so werden dieselben bei Urtica canadensis bis 2 mm lang, bei Ampelopsis und Acanthus 1—1½ mm lang.

Peperomia latifolia.

Peperomia latifolia besitzt ebenfalls einen subepidermalen Collenchymring. Derselbe ist jedoch nicht, wie bei den eben beschriebenen Pflanzen, in allen seinen Theilen auf gleiche Weise entstanden, sondern sowohl die subepidermale Schicht als auch die Epidermis selbst haben an seiner Bildung theilgenommen.

In sehr jugendlichen Stadien ist die Epidermis deutlich gegen das darunter liegende Gewebe abgegrenzt und ihre Zellen theilen sich nur durch radiale Wände. In diesem Zustande treten in der subepidermalen Schicht einige Längstheilungen auf, und der dadurch entstandene 2—3zellige Ring, dessen Elemente einen cambialen Charakter tragen, wird sehr bald zu Collenchym.

Diese Art der Collenchymentwickelung bietet jedoch nichts Neues; dasselbe findet auch bei einigen der schon beschriebenen Pflanzen statt. Später treten jedoch in den Zellen der Epidermis auch tangentiale Wände auf[1]) (Taf. VI. Fig. 11 u. 12), und zwar nicht blos eine, sondern eine grössere Anzahl, indem die Epidermis wie ein Phellogenring in ausschliesslich centripetaler Richtung successive Zellen bildet. Hierdurch entsteht in älteren Stämmen ein aus 5—6 Zellschichten bestehender peripherischer Ring, der sich allmählich aus der ursprünglich einschichtigen Epidermis entwickelt hat. Die Zellen dieses Ringes verdicken sich, diejenigen der äusser-

---

1) Vergl. Pfitzer, Beiträge zur Kenntniss des Hautgewebes in den Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher VIII. S. 22 ff.

sten Schicht etwa ausgenommen, ebenfalls collenchymatisch, sehr bald nach ihrer jeweiligen Entstehung. Gleich nach der Bildung der ersten tangentialen Wand verdickt sich die nach innen abgeschiedene Zelle collenchymatisch und theilt sich von aussen nicht mehr durch Querwände, sondern wird durch das intercalare Wachsthum des Internodiums gestreckt. Die nach aussen liegende Zelle dagegen theilt sich in Folge jenes Wachsthums durch eine Querwand, und sodann tritt in jeder der beiden hierdurch entstandenen Zellen nach einiger Zeit wiederum eine tangentiale Wand auf; die nunmehr nach innen abgeschiedenen Zellen verdicken sich ebenfalls collenchymatisch, sind aber nur ungefähr halb so lang, wie jene zuerst aus der Epidermis hervorgegangene Collenchymzelle. Auf ähnliche Weise gehen die weiteren Theilungen in der äussersten peripherischen Zellschicht vor sich. Hierdurch kommt es, dass man an den älteren Stämmen weder auf dem Längsschnitt noch auf dem Querschnitt mit Sicherheit die Grenze zwischen den aus der Epidermis hervorgegangenen und den früher schon vorhandenen Collenchymzellen angeben kann, zumal eine anatomische Verschiedenheit zwischen beiden absolut nicht existirt (Taf. VI. Fig. 13 u. 14) Man sieht auf dem Längsschnitte nur, dass die am weitesten nach innen liegenden Zellen des Collenchymringes die längsten sind, und dass die nach aussen liegenden allmählich immer kürzer werden, und auf dem Querschnitte, dass die letzteren in Folge ihrer Entstehung oft in radialen Reihen angeordnet sind. Beide Merkmale sind jedoch nicht derartig, dass man danach eine scharfe Grenze zwischen den auf verschiedene Weise entstandenen Zellen ziehen könnte.

Sämmtliche Collenchymzellen haben kreisförmige Poren und führen geringe Mengen von Chlorophyll. Ihre Länge schwankt aus den angegebenen Gründen zwischen 0,1 und 0,5 mm.



II. Entwickelungsgeschichte und Anatomie der einzelnen Collenchymzelle.

Ueber die Entwickelungsgeschichte und Anatomie der Collenchymzelle ist in dem vorhergehenden Capitel schon bei der Beschreibung der einzelnen Pflanzen das Wichtigste gesagt worden, so dass ich hier nur einen kurzen Ueberblick zu geben brauche.

Ursprünglich sind die Zellen, in denen die collenchymatischen Verdickungen auftreten, ziemlich kurz; auch die längsten Cambiumzellen, aus denen später Collenchym hervorgeht, sind nicht über 80—100 Micromillimeter lang. Erwägt man nun, dass in den meisten im ersten Abschnitt beschriebenen Fällen die Länge der ausgebildeten Collenchymzellen eine ganz beträchtliche ist, so ergiebt sich daraus, dass die enorme nachträgliche Streckung der Zellen nur durch das intercalare Wachsthum der betreffenden Organe erfolgt sein kann, dass also die Collenchymzellen, auch wenn ihre Wandungen schon starke Verdickungen haben — und solche zeigen sie schon in sehr frühen Stadien — noch im Stande sind, bedeutend in die Länge zu wachsen. So findet bei den Collenchymzellen von Colocasia esculenta, Tradescantia Sellowi u. a., die oft eine Länge von 2 mm und darüber zeigen, eine nachträgliche Streckung der ehemaligen Cambiumzelle ungefähr um das 30fache ihrer früheren Länge statt. Ganz ähnlich verhalten sich die Collenchymzellen der übrigen im ersten Capitel beschriebenen Pflanzen, bei denen das Bildungsgewebe des Collenchyms in den jüngsten Internodien entsteht.

Verdicken sich jedoch in schon ausgewachsenen Internodien Parenchymzellen collenchymatisch, wie z. B. diejenigen, welche bei manchen Umbelliferen und bei Arthante Rollinsonii die nachträgliche Verschmelzung mehrerer Collenchymstränge bewirken, so findet natürlich eine weitere Streckung dieser Zellen später nicht mehr statt. Ebenso behalten die collenchymatischen Phellodermzellen bei Melanoselinum decipiens die Länge, die sie bei ihrer Entstehung haben, stets bei, und auch die bei Peperomia latifolia aus der Epidermis hervorgegangenen Elemente des Collenchymringes strecken

sich verhältnissmässig nur wenig, die am weitesten nach aussen liegenden fast gar nicht.

Ob es Collenchymzellen mit selbstständigem Spitzenwachsthum giebt, wie dies Haberlandt[1]) für manche Bastzellen nachgewiesen hat, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben. Allerdings besitzen manche Collenchymzellen, so z. B. die von Colocasia esculenta, Foeniculum officinale und anderen Umbelliferen oft sehr spitz zulaufende Enden, in die das Lumen der Zellen nicht mehr hineinreicht, und die ganz ähnlich aussehen, wie die von Haberlandt[2]) abgebildeten Bastzellen von Melica nutans und Vinca major. Genauere Untersuchungen über diese Frage dürften vielleicht zu ähnlichen Resultaten wie bei jenen Bastzellen führen, doch sind dieselben mit ziemlichen Schwierigkeiten verknüpft.

Je nachdem die Collenchymzellen durch das intercalare Wachsthum mehr oder weniger gestreckt werden, kann man zwei Formen derselben unterscheiden. Einen Theil derselben kann man vielleicht als prosenchymatisches, einen anderen Theil dagegen als parenchymatisches Collenchym bezeichnen, womit natürlich nicht etwa gesagt sein soll, dass Uebergänge zwischen beiden Typen fehlten. Zu den ersteren sind zunächst diejenigen Collenchymzellen zu rechnen, die sehr früh aus einem echten Cambium hervorgegangen sind, die also eine bedeutende Länge, oft bis 2 mm, haben und schon in den frühesten Stadien schief gestellte Querwände zeigen. Hierher gehören die einheitlich mit dem Mestom angelegten Collenchymmassen bei Colocasia esculenta, bei den Umbelliferen und Pipereen und wohl sämmtliche Collenchymbelege der Gefässbündel. Ferner sind jedoch auch als prosenchymatisch zu zeichnen die Collenchymzellen bei den Labiaten, bei Tradescantia, Chenopodium anthelminticum, bei Volkameria u. a.

Zu dem parenchymatischen Collenchym sind in erster Linie zu rechnen: sämmtliche Parenchymzellen, die sich nachträglich collenchymatisch verdickt haben, also z. B. die Elemente der subepidermalen Schicht in den Stämmen der Umbelliferen, ebenso jene Collenchymzellen, welche sich nachträglich zwischen zwei aus Cam-

1) l. c. S. 47 ff.
2) l. c. Taf. V. 7 und VII. 11.

bium hervorgegangenen Collenchymsträngen gebildet haben, wie bei Arthante Rollinsonii, Chaerophyllum bulbosum u. a. Ausserdem gehören hierher die collenchymatisch verdickten Phellodermzellen von Melanoselium decipiens und die nach aussen liegenden Elemente des aus der Epidermis hervorgegangenen Collenchymrings bei Peperomia latifolia. Ebenso kann man als parenchymatisch bezeichnen jene Collenchymzellen, wie sie bei Tournefortia heliotropioides, bei Nerium Oleander und bei vielen unserer Laubbäume vorkommen.

Neben diesem Unterschiede in der Form der Zellen sind noch einige andere zu erwähnen, die sich auf Fächerung und Poren beziehen. Eine ziemlich natürliche Folge der langgestreckten, und prosenchymatischen Form ist die nachträgliche Fächerung der Zellen durch zarte Querwände, die man bei Collenchymzellen mit einem mehr parenchymatischen Charakter nicht findet. Ueber das Vorkommen der Fächerung in den einzelnen Pflanzen ist bei den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen schon das Nöthige gesagt worden, so dass es hier nicht wiederholt zu werden braucht.

Was die auf den Längswänden der Collenchymzellen vorkommenden Poren betrifft, so kann man zwei Formen unterscheiden, nämlich longitudinal gestellte einerseits, und kreisförmige und quergestellte andererseits. Diese Verschiedenheit der Poren läuft nun nicht ganz parallelel mit der Verschiedenheit, die in der Form der Collenchymzellen begründet ist. Allerdings finden wir in den meisten Zellen, die zu dem prosenchymatischen Typus zu rechnen sind, longitudinal gestellte Poren, doch machen die Collenchymstränge von Clematis Vitalba hiervon eine Ausnahme. Die Elemente derselben sind zwar deutlich prosenchymatisch, zeigen auch nicht selten Fächerung, haben aber auf den Längswänden keine longitudinalen Poren. Auch die in Folge des geringen intercalaren Wachsthums der Internodien nur kurzen Collenchymzellen im Stamme von Melanoselinum decipiens haben oft kreisförmige und quergestellte Poren, untermischt mit longitudinal gestellten, auf ihren Längswänden. Diejenigen Collenchymzellen dagegen, die eine parenchymatische Gestalt haben, zeigen auf ihren Längswänden nur kreisförmige oder quergestellte Poren, so die collenchymatisch verdickten Parenchymzellen bei Umbelliferen und Pipereen, die Elemente der Collenchymringe von Tournefortia, Hedera u. s. w.

Es sollen jedoch durch diese Unterscheidung zwischen prosenchymatischem und parenchymatischem Collenchym nicht zwei bestimmte Unterabtheilungen dieses Gewebes aufgestellt, sondern nur zwei charakteristische Formen, die den Elementen desselben eigen sein können, beschrieben werden. Auch die Eintheilung von Vesque in concaves und convexes Collenchym[1]) hat keinen anderen Zweck; denn es kann gewiss nur als ein ziemlich geringfügiger Unterschied in der Verdickungsart der Wandungen aufgefasst werden, wenn bei dem einen Theil der Collenchymzellen die Zelllumina auf dem Querschnitt abgerundet, bei dem andern dagegen mit Einbuchtungen versehen sind, indem sich die collenchymatischen Verdickungen in das Innere der Zellen vorgewölbt haben.

Es scheint mir überhaupt nicht angezeigt, irgend welche präcise Eintheilung der in diesen Untersuchungen behandelten Collenchymzellen aufzustellen, da wir bis jetzt nur eine einzige Function derselben, nämlich die mechanische, genauer kennen. Mögen auch bestimmte anatomische Verschiedenheiten vorhanden sein, so lange uns die physiologischen noch verborgen sind, können wir keine wirklich berechtigte Trennung der Collenchymmassen in verschiedene Unterabtheilungen vornehmen, sondern müssen uns nur darauf beschränken, die anatomischen Eigenschaften der betreffenden Zellen den Thatsachen gemäss zu beschreiben.

Was den Inhalt der Collenchymzellen betrifft, so stimmen sämmtliche von mir untersuchten in einem Punkte überein, nämlich darin, dass sie niemals Luft, sondern stets Saft führen; auch ist wohl immer noch der Primordialschlauch in den Zellen vorhanden, für die meisten derselben steht es jedenfalls fest, bei anderen dagegen mit sehr engem Lumen, wie bei denen von Colocasia esculenta und manchen Umbelliferen lässt sich diese Frage nicht mit der nöthigen Sicherheit entscheiden. Uebrigens besitzen die letzteren im jugendlichen Zustande, wo die Verdickung noch nicht so weit vorgeschritten sind, stets einen Plasmaschlauch, und es ist deshalb, auch wegen der Analogie mit sämmtlichen übrigen Collenchymzellen,

1) l. c. S. 104.

das Vorhandensein eines Primordialschlauches in allen älteren Zuständen als sehr wahrscheinlich anzunehmen.

Chlorophyll fand ich fast in allen Collenchymzellen, aber stets nur in geringen Mengen; nur in denen von Colocasia und in denen der Umbelliferen, die aus echtem Cambium hervorgegangen, ebenso in den Elementen der collenchymatischen Gefässbündelbelege konnte ich keine Chlorophyllkörner beobachten.

Ueber andere Bestandtheile des Inhalts der Collenchymzellen habe ich keine genauere Untersuchungen gemacht und kann deshalb über diesen Punkt nichts Näheres angeben.

Ueber die Eigenschaften der Cellulose, wie wir sie in den Wandungen der Collenchymzellen vor uns haben, will ich hier nur wenige Bemerkungen machen, die das Verhalten gegen die bekannten Farbenreagentien, gegen Wasser und wasserentziehende Mittel betreffen. Sämmtliche von mir untersuchte Collenchymzellen färben sich bei Anwendung von Chlorzinkjodlösung oder Jod und Schwefelsäure hellblau, während sie nach Einwirkung von Phloroglucin und Salzsäure ungefärbt bleiben. Ihre Wandungen bestehen also nicht aus jener Modification der Cellulose, wie sie in den meisten Bastzellen, in den Gefässen, in den Tracheiden der Coniferen u. s. w. vorkommt, sondern scheint mehr Aehnlichkeit mit derjenigen der Baumwollenfasern, der Bastfasern von Linum usitatissinum u. a. zu haben, die sich gegen die genannten Reagentien fast ebenso verhält, wie die Wandungen der Collenchymzellen. Bemerkenswerth ist dabei, dass das Aussehen der letzteren auf dem Querschnitt bei durchfallendem Lichte nahezu übereinstimmt mit dem der Bastfasern von Linum usitatissinum, während andere Bastfasern, die sich mit Phloroglucin und Salzsäure roth färben, unter denselben Verhältnissen etwas dunkler erscheinen und gar nichts von jenem leicht ins Bläuliche spielenden Schimmer der collenchymatischen Zellwände und der Bastfasern von Linum zeigen.

Was die Quellbarkeit der Collenchymzellenwandung in Wasser betrifft, so ist darüber Folgendes zu sagen: Es steht zwar in fast allen Lehrbüchern, wo überhaupt von den Eigenschaften des Collenchyms die Rede ist, dass die Membranen der Zellen im Wasser sehr stark quellbar sind, es ist aber nirgends durch eine diesbezügliche Beobachtung bestätigt oder auf frühere derartige Untersuchungen

verwiesen, nur De Bary[1]) fügt hinzu, dass Messungen über die Verkürzung der Membranen bei Anwendung von wasserentziehenden Mitteln fehlen. Dieses Fehlen von Messungen scheint mir dafür zu sprechen, dass nähere Untersuchungen über diese Frage überhaupt noch nicht gemacht worden sind; denn in der That ist eine solche starke Quellbarkeit der Zellwandung in Wasser absolut nicht vorhanden, wenigstens nicht bei den Collenchymzellen, welche ich in dieser Beziehung untersuchte. Auf dem Querschnitte konnte ich selbst bei starker Vergrösserung nach Anwendung von wasserentziehenden Mitteln, wie Alcohol und Glycerin, keine messbare Veränderung wahrnehmen, und selbst an Präparaten, welche $1\frac{1}{2}$ Jahre in concentrirtem Glycerin lagen, war eine Verkürzung oder Einschrumpfung nicht zu bemerken. (Die Fig. 6 auf Taf. I ist z. B. nach einem solchen Präparate gezeichnet.)

Um nun überhaupt etwas Näheres über die Quellbarkeit jener Membranen in Wasser zu erfahren, legte ich, da an Querschnitten keine Messungen anzustellen waren, längere, von saftigen Pflanzenstengeln (gewöhnlich von Umbelliferen) abgezogene Collenchymstränge in wasserentziehende Substanzen, als Alkohol, Glycerin, Salzlösungen, oder ich liess dieselben in der Luft austrocknen. Es zeigte sich dabei niemals eine stärkere Verkürzung als wie $\frac{1}{2}$—$\frac{3}{4}$ % der Gesammtlänge, auch wenn ich die Stränge, um sie in stark gequollenem Zustande zu versetzen, erst etwa 12 Stunden und darüber in Wasser gelegt hatte. Hieraus erklärt es sich sehr leicht, dass man auf dem Querschnitt eine Verkürzung nicht gut messen kann. Man sieht also, dass die Annahme einer sehr starken Quellbarkeit der Collenchymzellwandungen im Wasser, wie sie in den Lehrbüchern gemacht wird, eine völlig unberechtigte ist. Ich glaube, dass diese Annahme mit der Etymologie des Wortes Collenchym und der Art und Weise, wie es allmählich von den Membranen der Pollenmutterzellen auf die im Vorstehenden behandelten specifisch mechanischen Gewebe-Elemente übertragen wurde, zusammenhängt; denn dass die Membranen der Pollenmutterzellen in Wasser stark aufquellen, ist ja bekannt, ebenso hat Schleiden dies für jene von ihm untersuchten ungleichmässig verdickten Zellen der Cacteen nach-

1) Vergl. Anat. S. 127.



gewiesen, auf die er die Bezeichnung Collenchym übertrug. Indem man nun den Begriff des Collenchyms noch mehr erweiterte, glaubte man auf Grund mancher Analogie in der Form auch die Eigenschaften der Zellwände für sämmtliche nunmehr unter jener Bezeichnung subsumirten Gewebe-Elemente annehmen zu dürfen.

Ueber den Wassergehalt der Collenchymzellwandung konnte ich keine Untersuchungen machen, da die Collenchymzellen, wie schon erwähnt, stets Saft führen, und in Folge dessen eine Wassergehaltsbestimmung für die Wandung allein unmöglich gemacht wird.

Die Beziehungen, welche zwischen Collenchym und echtem Bast vorhanden sind, hat Haberlandt[1]) in einem besonderen Capitel seiner Abhandlung einer genaueren Betrachtung unterzogen, und ich brauche deshalb auf die Entstehung der echten Bastzelle aus einer collenchymatisch verdickten Mutterzelle nicht näher einzugehen und will nur bemerken, dass ich die Angaben Haberlandts in allen von mir untersuchten Pflanzen im vollsten Umfange bestätigen konnte.

Von denjenigen Fällen, wo die collenchymatische Verdickung schon weit vorgeschritten ist, ehe die Umwandlung in Bastzellen erfolgt, hat Haberlandt nur Pelargonium gibbosum beschrieben. Noch deutlicher als bei dieser Pflanze treten jene Umwandlungen bei vielen Pipereen hervor, so bei Piper spurium, Enkea speciosa, Chavica Roxburgii etc.[2]), ferner bei Eryngium campestre, Lycium barbarum, Volkameria inermis und in den Gefässbündelbelegen von Eryngium planum u. v. a. Umbelliferen. In allen diesen Fällen bleibt die collenchymatische Wandung noch längere Zeit zwischen den Bastzellen erhalten und zeigt auch dieselben Reactionen, wie andere Collenchymzellen, während die Bastzellen sich bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure roth färben.

In einigen Punkten weicht von den genannten Pflanzen Rubia tinctorum ab. In jungen Internodien sieht man hier in den vier Kanten des Stengels Stränge von schwach collenchymatisch verdick-

---

1) l. c. S. 51 ff.
2) Nach Weiss, l. c. S. 16.

ten Zellen. Sehr bald werden nun die Wandungen derselben gleichmässig verdickt, so dass sie das Aussehen von echten Bastzellen bekommen. Auf dem Längsschnitt sieht man jedoch, dass sie nicht schiefe Poren, sondern longitudinal gestellte spaltenförmige und zwar sehr lange besitzen, die Vesque[1]), welcher diese Zellen bereits erwähnt, mit Knopflöchern vergleicht. Bei Anwendung von Phloroglucin und Salzsäure bleiben die Wandungen vollkommen ungefärbt. Es scheint mir deshalb, dass hier ein Uebergang zwischen Collenchym und Bast vorliegt oder doch wenigstens eine Gewebeform, welche von beiden charakteristische Eigenschaften besitzt, und von der man nicht recht weiss, wozu man sie rechnen soll. Ich ererwähne diesen Fall absichtlich erst hier, da ich bei der Beschreibung der typischen Collenchymzellen und ihrer Entwickelungsgeschichte im ersten Abschnitte nicht darauf eingehen wollte, und er doch immerhin der Erwähnung bedurfte, zumal schon Vesque darauf aufmerksam gemacht hatte.

III. Ueber die mechanischen Eigenschaften und Leistungen des Collenchyms.

Ueber die absolute Festigkeit des Collenchyms ist bis jetzt meines Wissens nichts Näheres bekannt geworden. Vor dem Erscheinen des Schwendener'schen Buches über das mechanische Princip hat sich überhaupt Niemand mit dem Collenchym eingehender beschäftigt. Auch Schwendener hat in dem erwähnten Werke in dieser Hinsicht nur Angaben über den Bast gemacht, rechnet aber das Collenchym zu den specifisch mechanischen Geweben. Haberlandt hat sich nur mit der Entwickelungsgeschichte desselben beschäftigt und keine Untersuchungen über die mechanischen Eigenschaften angestellt.

Dass das Collenchym vorzugweise in den jugendlichen Inter-

---

1) l. c. S. 1,30

nodien vorkommt und so dem intercalaren Aufbaue derselben die nöthige Stütze gewährt, hat Schwendener[1]) schon bestimmt ausgesprochen; auch hat er bereits nachgewiesen, dass die Collenchymgruppen dem Festigkeitsbedürfnisse der Pflanzen gemäss ebenso rationell angeordnet sind, wie dies beim Bast der Fall ist. Es wäre deshalb überflüssig, nach der erschöpfenden Darstellung Schwendeners hier nochmals auf die verschiedenen Typen der Skeletconstruction zurückzukommen, zumal auch in den vorhergehenden entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen genug Anhaltspunkte hierfür geboten wurden.

Von Interesse dagegen dürfte es sein, etwas Näheres über die Festigkeit jener Cellulosemodification, wie wir sie im Collenchym finden, zu erfahren. Es zeigte sich bei meinen Versuchen, dass das Collenchym in Betreff der absoluten Festigkeit dem echten Bast nur wenig nachsteht, und dass es erst bei einer Belastung von 10—12 Kilo pro qmm der Wandung reisst. Man kann wohl auch hieraus schon schliessen, dass das Collenchym nicht ein solch gallertiges Gewebe ist, als welches es vielfach bis jetzt hingestellt wurde. Allerdings unterscheidet es sich vom Bast in einem sehr wesentlichen Punkte. Während bei dem letzteren die Elasticitätsgrenze ziemlich hoch liegt und erst bei einer Belastung von ungefähr 15—20 Kilo pro qmm überschritten wird, tritt bei dem Collenchym eine bleibende Verlängerung schon bei einer Belastung von $1\frac{1}{2}$—2 Kilo pro qmm ein. Das Collenchym besitzt also eine grössere Geschmeidigkeit als der Bast, und gerade diese Eigenschaft ist es, welche dasselbe in den Stand setzt, beim intercalaren Aufbau als Stütze zu dienen, ohne dabei dem Längenwachsthum hinderlich zu sein. Dies ist bei den echten Bastzellen in Folge ihres grossen Elasticitätsmoduls nicht möglich, und in Folge dessen findet in älteren Internodien, in denen schon echte Bastzellen ausgebildet sind, Längenwachsthum im Allgemeinen nicht mehr statt.

Dass die Collenchymzellen in jungen turgescirenden Internodien einer Spannung ausgesetzt sind, welche die Elasticitätsgrenze überschreitet und in Folge dessen eine bleibende Verlängerung der Zellen bedingt, werde ich weiter unten darlegen. Zunächst sollen

---

1) l. c. S. 167.

aus der grossen Anzahl von Belastungsversuchen, die ich anstellte, einige für die erwähnten Eigenschaften des Collenchyms charakteristische näher beschrieben werden.

Die Art und Weise, wie die Versuche angestellt wurden, war sehr einfach und im Wesentlichen ganz dieselbe, nach der Schwendener seine Untersuchungen über den Bast ausführte. Es wurden die betreffenden Collenchympartieen isolirt, was sich sehr leicht durch Abschneiden oder gelindes Abziehen, zumal da, wo isolirte Stränge vorhanden sind, bewirken lässt, sodann an ihrem oberen Ende in einen Schraubstock gespannt und am unteren belastet. Um diese Belastung bequem vornehmen zu können, wurde zunächst eine kleine Zange angehängt und an diese die Gewichte. Damit die Ablesung erleichtert werde und zugleich auch eine grössere Genauigkeit gestatte, wurde mit dem Collenchymstrang zusammen in die untere Zange ein Faden oder ein leicht bewegliches Kettchen eingeklemmt, so zwar, dass es in geringer Entfernung parallel dem Strange hinlief, in der Nähe des Schraubstockes über eine sehr leicht bewegliche Rolle ging und auf der anderen Seite durch ein kleines Gewichtchen gespannt war. An der Rolle war ein Zeiger befestigt, der die 10fache Länge des Radius derselben hatte und dessen Spitze über einen in mm eingetheilten Kreisbogen verlief. Auf diese Weise konnte die Rolle jeder Ausdehnung des Collenchymstranges folgen, und der Zeiger gab dann das 10fache derselben auf dem Kreisbogen an, so dass ich mit einiger Genauigkeit 0,1 mm ablesen konnte. Allerdings hatte dieser Apparat in Folge seiner rohen Construction manche Fehlerquellen, aber er hatte auch den Vorzug der grossen Einfachheit und der leichten Handhabung.

Grössere Schwierigkeit, als die Ablesung der Ausdehnungen, verursachten die Reductionen der Belastung auf 1 qmm der Wandung, und hierbei sind noch bedeutendere Fehlerquellen vorhanden, so dass jene bei der Ablesung ganz ausser Acht gelassen werden können. Um den Querschnitt der Zellwandung zu bestimmen, versuchte ich es erst mit Zählen der einzelnen Zellen und Berechnung des durchschnittlichen Querschnitts der Lumina, kam aber auf diese Weise zu gar keinem befriedigenden Resultat. Bei denselben Collenchymsorten ergaben sich ganz widersprechende Werthe für das Ver-



hältniss des Querschnitts der Lumina zu dem der Wandung. Es ist dies auch ganz erklärlich, da sich bei dieser Methode zu leicht bedeutende Irrthümer einschleichen können; denn macht schon die Berechnung eines durchschnittlichen Querschnitts der Lumina grosse Schwierigkeiten, so ist das Zählen der Zellen erst recht mit Hindernissen verknüpft.

Da ich mit dieser Methode nicht zum Ziele gelangte, versuchte ich es mit einer anderen, die mir Herr Prof. Schwendener empfohlen hatte. Ich zeichnete nämlich mit stärkerer Vergrösserung das getreue Bild einer grösseren Anzahl Collenchymzellen auf gutem Schreibpapier, von dem ich annehmen konnte, dass es an allen Stellen eine ziemlich gleichmässige Dicke besitze. Dasjenige Stück Papier, welches von der Zeichnung bedeckt war, wurde sodann genau gewogen. Hierauf entfernte ich die Zelllumina mittelst eines Messers und wog das übrig gebliebene Netz wieder. Das Verhältniss der beiden Gewichte ergab dann das Verhältniss des Gesammtquerschnittes zu dem der Zellwandung. Wenn ich nunmehr mit schwacher Vergrösserung die Umrisse der ganzen Collenchymstränge — und zwar stets an der Stelle, wo sie in Folge der Belastung gerissen waren — skizzirte, den Querschnitt derselben bestimmte und dann jenes Verhältniss darauf anwandte, so erhielt ich sehr zufriedenstellende Resultate.

Die Collenchymstränge, mit denen ich operirte, waren grösstentheils den Stengeln und Blattstielen von Umbelliferen entnommen, ausserdem untersuchte ich noch solche von Colocasia odora und Leonurus Cardiaca. Dass ich nur mit einer verhältnissmässig geringen Anzahl Pflanzen in dieser Hinsicht Versuche anstellte, mag deshalb wohl Entschuldigung finden, weil diese Untersuchungen ausserordentlich zeitraubend waren.

Levisticum officinale.

Ein Streifen von Levisticum officinale (3 Collenchymstränge) war vor der Belastung 189 mm lang. Die Belastungen wurden von 5 zu 5 Minuten vorgenommen und zwar so, dass das Gewicht während 5 Minuten an dem Streifen hing und dann während der nächsten

5 Minuten entfernt war. Die Ablesungen wurden natürlich immer am Ende dieses Zeitraums gemacht. Das Gewicht wurde nach jedesmaliger Entlastung um 50 Gramm vermehrt. Um den Streifen in möglichst natürlichem Zustande zu erhalten, d. h. um ihn nicht austrocknen zu lassen, wurde ein Stück Löschpapier an denselben angelegt, welches mit dem einen Ende in ein auf dem Schraubstock stehendes Glas Wasser eingetaucht war. Ich will gleich im Voraus bemerken, dass sämmtliche im Folgenden beschriebenen Belastungsversuche, falls es nicht besonders bemerkt ist, nach dieser Methode ausgeführt wurden. Um die beschriebene Art der successiven Belastung deutlich zu machen, will ich bei diesem Versuch die aufgeschriebenen Ablesungen von 5 zu 5 Minuten in einer kleinen Tabelle wiedergeben, bei den folgenden glaube ich darauf verzichten zu können, da etwas wesentlich Neues nicht daraus hervorgehen würde.

Ursprüngliche Länge 189 mm.

Gewicht.	Während der Belastung.	Nach der Belastung.
50	189,3	189,0
100	189,6	189,0
150	190,0	189,1
200	190,2	189,2
250	190,4	189,4
300	190,6	189,6
350	190,9	189,8
400	191,2	190,0
450	191,4	190,1
500	191,8	190,2
550	192,2	190,3
600	192,4	190,5
650	192,7	190,8
700	(Bei dieser Belastung ist der Strang gerissen.)	

Nach dem Zerreissen betrug die Länge des Streifens 191 mm, er hatte sich also nach der letzten Belastung noch um 0,2 mm bleibend verlängert. Im Ganzen betrug die bleibende Verlängerung 2 mm, also ungefähr 1 pCt. der Gesammtlänge. Die Ausdehnung bei der vorletzten Belastung betrug 3,7 mm, also ungefähr 2 pCt. Der Gesammtquerschnitt der 3 Collenchymstränge war 0,12 qmm. Nach einer Bestimmung auf die oben angegebene Weise konnte man das Verhältniss zwischen Wandung und Lumen ohne grossen Fehler wie 1 : 1 betrachten, so dass also 0,06 qmm Zellstoff herauskommen. Hieraus ergiebt sich eine absolute Festigkeit von ungefähr 11 Kilo.

Betrachtet man die obige Tabelle, so erkennt man, dass schon nach der Belastung von 150 Gramm eine bleibende Verlängerung eintritt, dass also bei ungefähr 2 Kilo schon die Elasticitätsgrenze überschritten ist.

Bei einem zweiten Streifen, der einem etwas jüngeren Internodium entnommen war und eine Länge von 180 mm hatte, trat das Zerreissen bei einer Belastung von 950 Gramm ein; die bleibende Verlängerung betrug $1^3/_4$ mm, also ebenfalls ungefähr 1 pCt. der Gesammtlänge. Die Berechnung des Verhältnisses zwischen dem Querschnitt der Wandung und dem der Lumina ergab hier 2 : 3. Der Gesammtquerschnitt der Wandungen betrug 0,08 qmm, woraus eine Tragfähigkeit von ungefähr 12 Kilo resultirt. Bei einem noch jüngeren Streifen betrug dieselbe nur 9,9 Kilo.

Foeniculum officinale.

Bei Versuchen mit dieser Umbellifere erhielt ich noch höhere Werthe; gewöhnlich fand hier das Zerreissen erst bei einer Belastung von 12—14 Kilo pro qmm statt. Das Verhältniss zwischen Zellwand und Lumen war hier 6 : 5.

Leonurus Cardiaca.

Für die Collenchymstränge von Leonurus Cardiaca ergaben sich etwas geringere Werthe, hier trat das Zerreissen bereits bei einer Belastung von 8—10 Kilo pro qmm ein. Die bleibende Verlängerung betrug jedoch etwas mehr, gewöhnlich 2 pCt. der Gesammtlänge.

Bei Colocasia waren die Resultate fast ganz dieselben, wie bei Levisticum. Auch hier stellte sich die absolute Festigkeit auf durchschnittlich 10—12 Kilo pro qmm. Das Verhältniss der Zellwand zum Lumen war 2 : 3.

Um zu erfahren, wie gross der Unterschied zwischen ausgetrocknetem und feuchtem Collenchym in Betreff der Bruchfestigkeit sei, nahm ich von ein und demselben Internodium eines Levisticumstengels 2 Streifen und liess den einen austrocknen, den andern dagegen auf die oben angegebene Weise im feuchten Zustande. Beide Streifen hatten vor der Belastung eine Länge von 197 mm. Der erstere riss bei einer Belastung von ungefähr 8 Kilo pro qmm. Die grösste Ausdehnung, also die nach der vorletzten Belastung, betrug 3,1 mm, bezw. $1\frac{1}{2}$ pCt. der Gesammtlänge, die bleibende Verlängerung 2 mm, bezw. 1 pCt. Bei dem angefeuchteten Streifen trat das Zerreissen erst bei einer Belastung von nahezu 11 Kilo pro qmm ein. Die grösste Ausdehnung war hier 5 mm, bezw. $2\frac{1}{2}$ pCt. Die bleibende Verlängerung $2\frac{3}{4}$ mm, bezw. $1\frac{1}{3}$ pCt. Eine grössere Anzahl derartiger Versuche führten zu ganz ähnlichen Resultaten. Es geht hieraus hervor, dass das Collenchym in dem Zustande, wie es in den lebenden Pflanzen vorkommt, geschmeidiger und zugleich widerstandsfähiger, als im ausgetrockneten ist.

Um zu sehen, ob nach längerer Belastung die bleibende Verlängerung sich grösser herausstellen würde, wie es eigentlich aus theoretischen Gründen zu erwarten wäre, machte ich eine Anzahl Versuche in der Weise, dass ich an einem Streifen Collenchym ein Gewicht, von dem ich bestimmt wusste, dass es die Elasticitätsgrenze überschritt, 2—3 Tage hängen liess. Die bleibende Verlängerung war jedoch am Ende der Versuche nicht grösser als in den ersten Stunden nach Einwirkung der Belastung. Lässt man z. B. einen Streifen Collenchym von Levisticum mit einer Belastung von ungefähr 6 Kilo pro qmm 3 Tage lang hängen, wobei also die Elasticitätsgrenze bedeutend überschritten ist, so beträgt nach 3 Tagen die bleibende Verlängerung nicht mehr als nach der ersten Stunde.

Dass diese verhältnissmässig grosse absolute Festigkeit des Collenchyms auch beim intercalaren Wachsthum nöthig ist, zeigte eine grosse Anzahl Versuche, in denen sich die Spannung, welche

das Collenchym in Folge des Turgors der jüngsten lebhaft fortwachsenden Internodien erleidet, als eine ziemlich bedeutende erwies.

Die Methoden, nach denen diese Versuche angestellt wurden, sind verschiedene gewesen, und ich werde deshalb eine Anzahl derselben näher beschreiben. Um den Turgor aufzuheben, benutzte ich stets und zwar mit sehr gutem Erfolg die von de Vries[1]) vorgeschlagenen Salzlösungen in 10procentiger Concentration.

Als Versuchspflanzen benutzte ich Foeniculum, Levisticum und Leonurus und stets junge Internodien, in denen noch keine Bildung von echten Bastzellen stattgefunden hatte; denn sobald solche vorhanden sind, hört die charakteristische Wirksamkeit des Collenchyms auf.

Ein junges Internodium von Foeniculum officinale, das stark turgescent war und eine Länge von 70 mm hatte, wurde von Collenchymsträngen entblösst. Dieselben lassen sich ganz leicht und auch ganz vollständig durch Abziehen entfernen. Der übrig bleibende Cylinder verlängerte sich nach Wegnahme der Collenchymstränge sofort um 5 mm, also um fast 7 pCt. der Gesammtlänge, während sich die isolirten Collenchymstränge, ebenfalls sofort, um $2^1/_2$ mm, also circa 3 pCt. der Gesammtlänge verkürzten. Sowohl Collenchym, als der den Gefässbündelring, das Rindenparenchym und Mark enthaltende innere Cylinder — den ich im Folgenden kurzweg als „innerer Cylinder“ bezeichnen werde — wurden nunmehr in Wasser gelegt. Nach 2 Stunden hatte sich der letztere auf 86 mm verlängert, so dass also im Ganzen eine Ausdehnung um 16 mm, bezw. mehr als 20 pCt. der ursprünglichen Länge stattgefunden hatte. Das Collenchym dagegen war vollkommen unverändert geblieben. Hierauf wurden beide zugleich in die Salzlösung gebracht, wo nach 6 Stunden das Collenchym noch um $^1/_2$ mm, der innere Cylinder um 11 mm zurückging, so dass also ersteres 67 mm, letzterer 65 mm lang war. Nach weiterem 14stündigen Verweilen in der Salzlösung war an beiden keine Veränderung wahrzunehmen.

Ein junger Blattstiel derselben Pflanze, der jedoch nicht sehr turgescent war, hatte eine Länge von 55 mm. Nach dem Abziehen

1) De Vries, Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig 1877, Engelmann, S. 10 ff.

der Collenchymstränge, welche sich sofort auf 53 mm verkürzten, verlängerte sich der innere Cylinder um $1^{1}/_{2}$ mm. Beide wurden sodann in Wasser gelegt, und nach 2stündigem Verweilen darin war der innere Cylinder 64 mm lang, das Collenchym dagegen unverändert. Der erstere hatte sich also um 9 mm, bezw. circa 18 pCt. der ursprünglichen Länge ausgedehnt. Sowohl Collenchym als innerer Cylinder kamen nunmehr in die Salzlösung, worauf nach 6 Stunden sich folgende Veränderungen zeigten. Der innere Cylinder war auf 51 mm, das Collenchym auf $52^{1}/_{2}$ mm zurückgegangen. Diese Ausdehnungen behielten beide auch nach weiterem Verweilen in der Salzlösung während 14 Stunden bei.

Man kann diese Versuche auch auf andere Weise machen und gelangt zu ähnlichen Resultaten:

Ein junges Internodium von Foeniculum officinale hatte, nachdem es durch längeres Liegen im Wasser in den Zustand starker Turgescenz versetzt worden war, eine Länge von 70 mm und wurde sofort, ohne dass das Collenchym abgezogen war, in die Salzlösung gebracht. Nach 6 Stunden hatte es sich auf 68 mm, nach weiteren 14 Stunden auf 67 mm verkürzt. Nach weiteren 30 Stunden war es ebenfalls noch 67 mm lang, so dass eine stärkere Verkürzung nicht mehr zu erwarten war. Nunmehr wurden die Collenchymstränge entfernt, die sich sofort um 1 mm verlängerten, während sich der innere Cylinder auf 65 mm zusammenzog. Nach weiterem 24stündigen Verweilen in der Salzlösung hatte sich der letztere noch um 1 mm verkürzt, während das Collenchym seine Länge von 68 mm beibehalten hatte.

Man kann diesen letzteren Versuch etwas abkürzen, wenn man das Internodium oder den Blattstiel vor dem Einlegen in die Salzlösung halbirt oder auch in mehr Theile zerlegt, worauf dann die Aufhebung des Turgors in Folge des leichteren Eindringens der Salzlösung schneller herbeigeführt wird. Es wird jedoch bei dieser Methode das genaue Messen erschwert, weil durch die verschiedene Spannung ein Einrollen der Streifen erfolgt.

Uebrigens ist es hierbei gar nicht nöthig, solche genaue Messungen vorzunehmen, denn die in dem letzten Versuche beschriebenen Veränderungen der Ausdehnung gehen hier vor unseren Augen vor sich. Zertheilt man nämlich den turgescenten Spross der Länge

nach, so rollen sich die einzelnen Theile sofort nach aussen ein, so dass also das Collenchym an der concaven Seite der Spirale liegt. Die Windungen dieser Spirale werden noch enger, wenn man die Stücke in Wasser legt und so den an der convexen Seite liegenden Parenchymzellen die Möglichkeit giebt, ihren Turgor noch zu verstärken. Bringt man nun die auf diese Weise stark eingerollten Stücke in die Salzlösung, so kann man innerhalb weniger Minuten beobachten, wie sich die Spirale aufrollt und später in der entgegengesetzten Richtung wieder einrollt, so dass also jetzt das Collenchym auf die convexe Seite derselben zu liegen kommt.

Ein welker Blattstiel von Levisticum officinale, der eine Länge von 90 mm hatte, wurde von Collenchymsträngen entblösst. Nach dem Abziehen derselben zeigte sich weder an diesen noch an dem inneren Cylinder eine Veränderung der Länge. Nach 2stündigem Verweilen in Wasser hatte sich der letztere auf 101 mm, also um circa 12 pCt. seiner Länge ausgedehnt, das Collenchym dagegen war unverändert geblieben. Beide wurden nunmehr in die Salzlösung gebracht. Nach 6 Stunden war der innere Cylinder wieder auf 90 mm zurückgegangen, das Collenchym jedoch hatte sich noch um $^1/_2$ mm verkürzt.

Auch die Versuche, die ich mit jungen Internodien von Leonurus Cardiaca anstellte, führten zu ähnlichen Resultaten. Ich will hier nur 2 derselben anführen.

Ein junges turgescentes Internodium, 65 mm lang, wurde vom Collenchym entblösst. Nach dem Abziehen waren die Collenchymstränge nur noch $63^1/_2$ mm lang, während sich der innere Cylinder sofort auf 69 mm verlängerte. Beide wurden nunmehr in Wasser gelegt. Nach 2 Stunden war das Collenchym unverändert, der innere Cylinder dagegen 80 mm lang, er hatte sich also um fast 25 pCt. seiner ursprünglichen Länge ausgedehnt. In Salzlösung gebracht, verkürzte sich der letztere innerhalb 6 Stunden um 17 mm, das Collenchym um nahezu $^1/_2$ mm, so dass also beide ungefähr eine Länge von 63 mm hatten.

Das nächstjüngere Internodium derselben Pflanze wurde ebenso behandelt. Es hatte im turgescenten Zustande eine Länge von 23 mm. Nach dem Abziehen der Collenchymstränge, die sich dabei um $^3/_4$ mm verkürzten, war der innere Cylinder $24^1/_2$ mm lang. Beide wurden

in Wasser gelegt, worauf sich nach 2 Stunden der innere Cylinder auf 26 mm verlängert hatte, das Collenchym dagegen nur einen sehr geringen Zuwachs von nicht ganz $1/4$ mm erhalten hatte. Nach 6stündigem Verweilen in der Salzlösung ging das letztere auf ungefähr $22 1/4$ mm, der innere Cylinder dagegen auf $21 1/4$ mm zurück. Nach weiteren 14 Stunden hatte keine Veränderung mehr stattgefunden.

Ich will hier noch eine andere Methode angeben, nach der man sehr leicht an ein und demselben Internodium zeigen kann, wie das Collenchym durch seine Festigkeit der Turgorausdehnung Widerstand leistet. Ein welkes Internodium von Foeniculum officinale, 50 mm lang, wurde auf folgende Weise behandelt: In Zwischenräumen von 10 zu 10 mm wurden die Collenchymstränge im ganzen Umkreise des Internodiums durchschnitten, sodann theilweise abgezogen und zwar so, dass immer eine Strecke von 10 mm intact blieb, die darauf folgende dagegen von Collenchym entblösst war. An dem vorliegenden Internodium waren 3 Strecken, an denen die Collenchymstränge noch vorhanden waren, und 2, an denen sie fehlten. Nach dieser Ringelung, wie man es nennen kann, wurde das Internodium in Wasser gebracht, worauf es sich innerhalb 3 Stunden auf 60 mm, also um 20 pCt. verlängerte. Diese ausschliesslich durch den Turgor hervorgerufene Ausdehnung war nun, wie sich erwarten liess, nicht in allen Theilen des Internodiums gleichmässig erfolgt; die beiden von Collenchym entblössten Strecken, in denen also blos der innere Cylinder vorhanden war, hatten sich auf je $13 1/2$ mm, die intacten dagegen nur auf je 11 mm verlängert.

Derartige Versuche, wie die bisher beschriebenen, wurden in grösserer Anzahl angestellt und stets mit ähnlichem Erfolg. Die wichtigsten Resultate, welche sich aus denselben ergeben, lassen sich dahin zusammenfassen, dass sich das Collenchym in turgescenten Pflanzentheilen stets im positiv[1]) gespannten Zustande befindet, und dass die hierdurch hervorgerufene Ausdehnung ungefähr zwischen 2 bis 4 pCt. schwankt. Dass eine solche Spannung dazu beiträgt, die Biegungsfestigkeit der Internodien oder Blattstiele bedeutend zu erhöhen, ist wohl selbstverständlich, genauere Unter-

---

1) Unter „positiv" gespannt ist hier zu verstehen, dass eine Ausdehnung der betreffenden Collenchymstränge stattgefunden hat.

suchungen über die Zunahme der Biegungsfestigkeit bei allmählicher Steigerung des Turgors wurden jedoch nicht gemacht. Das Collenchym kann also den betreffenden Pflanzentheilen in jenem Zustande bei ihrem intercalaren Aufbaue eine kräftigere Stütze gewähren. Als weiteres wichtiges Ergebniss ist anzuführen, dass die Spannung, welche das Collenchym erfährt, eine passive ist, d. h. dass dieselbe nicht etwa durch den Turgor der Collenchymzellen selbst, sondern durch den der übrigen Gewebeelemente hervorgerufen wird. Da das Collenchym stets, auch wenn es von welken, also jedenfalls turgorlosen Pflanzentheilen abgezogen wurde, nach längerem Verweilen im Wasser keine Veränderung seiner Länge zeigte, so ist anzunehmen, dass in seinen Elementen überhaupt kein Turgor vorhanden ist oder doch wenigstens kein so starker, dass dadurch ein Einfluss auf die Ausdehnung der Wandungen ausgeübt wird.

Die geringe Verkürzung, welche die Collenchymstränge regelmässig nach längerem Liegen in der Salzlösung zeigten, lässt sich jedenfalls auf die Verminderung des Wassergehalts in den Zellwandungen zurückführen, von der schon im 2. Capitel die Rede war.

Um nun ungefähr jene Belastung des Collenchyms, welche der durch den Turgor des inneren Cylinders hervorgerufenen Spannung entspricht, kennen zu lernen, verfuhr ich auf folgende Weise: Ein junges Internodium von Foeniculum officinale, welches im stark turgescenten Zustande 74 mm lang war, wurde von Collenchymsträngen entblösst; dieselben verkürzten sich nach dem Abziehen sofort um $2^1/_2$ mm, während der innere Cylinder sich auf $77^1/_2$ mm verlängerte. Ich belastete nun einen Streifen des Collenchyms, der 6 Stränge enthielt, mit so viel Gewicht, als nöthig war, um ihn wieder auf die alte Länge von 74 mm auszudehnen, und brauchte dazu 380 Gramm. Dies entsprach einer Belastung von ungefähr 4 Kilo pro qmm.

Solcher Versuche machte ich ebenfalls eine grössere Anzahl, jedoch, wie ich ausdrücklich bemerken will, nur mit Foeniculum officinale. Ich fand dabei stets bei starker Turgescenz eine Belastung des Collenchyms von 3—4 Kilo pro qmm.

Mittelst der gefundenen Werthe für die Belastung des Collenchyms in stark turgescenten Pflanzentheilen von Foeniculum officinale kann man nun annähernd den hydrostatischen Druck ermitteln, der

in den turgescenten Zellen vorhanden ist. Schon de Vries[1]) hat solche Berechnungen gemacht, nämlich für junge Blüthenstiele von Plantago amplexicaulis, Thrincia hispida Froelichia floridana, und einen hydrostatischen Druck von bezw. 3, 4½, 6½ Atmosphären erhalten. Nach meinen Versuchen stellte sich dieser Druck in jungen turgescenten Internodien oder Blattstielen von Foeniculum officinale noch bedeutend höher heraus; ich erhielt dabei stets Werthe von 9—12 Atmosphären.

Die Berechnungen wurden auf folgende Weise angestellt: Ich mass ein junges Internodium, das durch längeres Liegen in Wasser in den Zustand starker Turgescenz versetzt war, und zog dann sämmtliche Collenchymstränge ab, die sich sofort um einige Millimeter verkürzten, wie dies schon in den obigen Versuchen beschrieben wurde. Sodann bestimmte ich den Flächeninhalt des Querschnitts durch den inneren Cylinder und zählte die sämmtlichen Collenchymstränge. Nunmehr wurde ein Streifen des abgezogenen Collenchyms, in dem eine bestimmte Anzahl Stränge lagen, mit so viel Gewicht belastet, dass er sich wieder auf die frühere Länge (vor dem Abziehen) ausdehnte. Aus dem angehängten Gewicht und dem Verhältniss derjenigen Anzahl von Collenchymsträngen, welche in dem belasteten Streifen waren, zu der Gesammtanzahl im ganzen Umkreis konnte bestimmt werden, welcher Belastung des gesammten Collenchyms die durch den Turgor hervorgerufene Ausdehnung entsprach. Mit Hülfe des Querschnitts durch den inneren Cylinder liess sich dann leicht berechnen, wie gross der hydrostatische Druck in der einzelnen Zelle war. Ich will als Beispiel hierfür den zuletzt beschriebenen Versuch benutzen.

Ein junges Internodium von Foeniculum officinale hatte im turgescenten Zustande eine Länge von 74 mm. Die Collenchymstränge verkürzten sich nach dem Abziehen um 2½ mm. Durch Anhängen von 380 Gramm wurde ein Streifen mit 6 Strängen auf seine frühere Länge ausgedehnt. Im ganzen Umkreise waren 24 Collenchymstränge vorhanden, und der Flächengehalt des Querschnitts durch den inneren Cylinder betrug ungefähr 15 qmm. Um 24 Collenchymstränge auf dieselbe Länge auszudehnen wie jene 6, musste das 4fache Gewicht

1) l. c. S. 118.

auf dieselben wirken, also 1520 Gramm oder abgerundet 1500 Gramm. Auf einem qmm des Querschnitts lastete also ein Druck von 100 Gramm, und dieser entspricht einem Druck von 10 Atmosphären.

Ich will jedoch nicht leugnen, dass bei derartigen Versuchen eine ziemliche Anzahl Fehlerquellen vorhanden ist, und dass man in Folge dessen wohl einen wahrscheinlichen Fehler von $\pm$ 2 Atmosphären, vielleicht auch einen noch höheren, annehmen muss, doch giebt das immerhin kein wesentlich anderes Resultat. Eine grössere Genauigkeit lässt sich überhaupt nur schwer erreichen und jedenfalls erst dann, wenn man feinere Messaparate zu diesen Versuchen anwendet; solche standen mir jedoch nicht zu Gebote, und es lag auch gar nicht in meiner Absicht, mich mit dieser rein physikalischen Seite der Frage näher zu beschäftigen. Ich wollte nur untersuchen, inwiefern das Collenchym seiner wichtigsten Aufgabe, dem intercalaren Wachsthum junger Pflanzentheile die nöthige Festigkeit zu geben, genüge, und welchen Druck es dabei von Seiten der turgescenten Gewebepartieen ungefähr auszuhalten habe. Dass dieser Druck ein ziemlich grosser ist, und dass in Folge dessen das Collenchym eine bedeutende absolute Festigkeit besitzen muss, glaube ich gezeigt zu haben; ob jener Druck in Wirklichkeit sich 2 oder 3 Atmosphären höher oder geringer stellt, ist dabei völlig gleichgültig.

Zusammenfassung der Resultate.

a) Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen.

Die im ersten Capitel beschriebenen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen bestätigen zunächst für eine grössere Anzahl Pflanzen das von Haberlandt[1]) an verhältnissmässig wenigen Objecten gefundene Resultat, dass, ebenso wie der Bast, auch

1) l. c. S. 69.

das Collenchym keine entwickelungsgeschichtliche Einheit darstelle, sondern so verschiedenartigen Ursprungs sei, wie nur möglich.

Als weiteres wichtiges Ergebniss ist anzuführen, dass auch beim Collenchym genau ebenso, wie beim Bast, was übrigens auch Schwendener schon für das Stereom im Allgemeinen nachgewiesen hatte, die Gruppirung und Anordnung der Zellen zunächst nur nach mechanischen und nicht nach morphologischen Gesetzen stattfindet, und dass, wenn bestimmte Beziehungen zwischen Collenchym und Mestom vorhanden sind, diese Verhältnisse in der Entwickelungsgeschichte ihre Erklärung finden.

Derartige Beziehungen bestehen erstens bei denjenigen Pflanzen, in welchen die Anlage des Collenchyms und des Mestoms eine einheitliche ist, zweitens in den Fällen, wo durch Bildung der Gefässbündel an der Peripherie nach aussen vorspringende Leisten oder Kanten entstehen, in denen sich dann die Collenchymgruppen in Folge ihres centrifugalen Bestrebens entwickeln. Für den ersten Typus sind als Beispiele beschrieben worden: Colocasia esculenta, ferner eine grössere Anzahl von Umbelliferen und Pipereen. Sowohl bei Colocasia esculenta als auch bei jenen Umbelliferen und Pipereen kann man im älteren Zustande betreffs der Anordnung eine bestimmte Beziehung zwischen den Collenchymsträngen und einem Theile der Gefässbündel erkennen. Jedes Collenchymbündel der genannten Pflanzen ist mit je einem Mestombündel genau in denselben Radius gestellt. Diese stets vorhandene radiale Opposition findet ihre Erklärung, wie wir gesehen haben, durch die Entwickelungsgeschichte, indem ursprünglich die einzelnen Collenchym- und Mestompartieen je einen homogenen Cambiumstrang bilden. Dass ein derartiger entwickelungsgeschichtlicher Zusammenhang bestehe, war schon von vorneherein ziemlich wahrscheinlich, da eine solche regelmässig vorhandene Beziehung, wenigstens in stielrunden Stämmen und Blattstielen, kaum anders erklärt werden konnte, falls man nicht vom idealistischen Standpunkte aus annehmen wollte, dass die Anordnung der Gewebe, z. B. in den Stengeln der Umbelliferen, nach einem der Pflanze vorgezeichneten Bauplan erfolge.

Die Trennung der ursprünglich homogenen Cambiumbündel geschieht regelmässig dadurch, dass in denselben eine Schicht Epenparenchym gebildet wird, durch welche das Bündel in eine nach der Peripherie zu und eine nach innen gelegene Partie zerfällt; aus der ersteren geht stets das Collenchym, aus letzterer dagegen das Gefässbündel hervor. Bei Colocasia esculenta findet jedoch nicht in allen Cambiumbündeln, aus denen später Collenchym entsteht, eine derartige Trennung statt, sondern bloss in den am weitesten nach innen liegenden. Bei denen dagegen, welche näher an der Peripherie ihren Platz haben, bleiben auch im fertigen Zustande Collenchym und Mestom stets vereinigt. In den der Epidermis zunächst gelegenen ist das Mestombündel jedoch nur in Gestalt einiger cambiformartiger Zellen an der Innenseite des Collenchyms entwickelt; man kann deshalb hier nicht von einem Gefässbündel sprechen.

Bei Umbelliferen und Pipereen findet dagegen eine Trennung zwischen Collenchym und Mestom stets und gewöhnlich schon sehr früh statt, so dass man nur in ganz jugendlichen Stadien homogene Cambiumbündel beobachten hann. Auf Einzelheiten in der Entwickelungsgeschichte der Umbelliferen und Pipereen kann ich hier nicht näher eingehen und verweise nur noch auf jene eigenthümlichen Phellodermzellen von Melanoselinum decipiens, die eine echt collenchymatische Verdickung zeigen.

Für den zweiten Typus, bei welchem die radiale Opposition von Collenchym und Mestom dadurch hervorgerufen wird, dass sich das erstere in den durch die Gefässbündelbildung entstandenen vorspringenden Leisten oder Kanten entwickelt, sind als Beispiele anzuführen Clematis Vitalba, Aristolochia Clematitis, ferner die kleineren Collenchymbündel bei Leonurus Cardiaca. Von einer einheitlichen Anlage des Collenchyms und Mestoms kann bei dieser Art der Entstehung selbstverständlich nicht die Rede sein, und die Erklärung der radialen Opposition beider Gewebe ist jedenfalls in dem centrifugalen Bestreben des Collenchyms zu suchen.

Die Entstehung der grösseren Collenchymstränge im Stamme von Leonurus Cardiaca verhält sich, wie in den entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen gezeigt wurde, in einigen wesentlichen Punkten abweichend von den bereits erwähnten beiden Typen. Es ist zwar

eine radiale Opposition zwischen Collenchym und Mestom nicht vorhanden, aber das Bildungsgewebe des ersteren steht in jugendlichen Stadien mit dem Meristemringe in ununterbrochenem Zusammenhange, welcher erst nach Bildung der Cambiumstränge für die ersten Gefässbündel aufgehoben wird. Es entsteht jedoch keines dieser ersten Gefässbündel in demselben Radius, in welchem einer der betreffenden Collenchymstränge liegt, und es ist deshalb später, wie schon erwähnt, eine radiale Opposition der beiden Gewebepartieen nicht vorhanden.

In den Fällen, wo weder ein Zusammenhang in der Anlage noch später irgend eine Beziehung in der Anordnung zwischen Collenchymsträngen und Mestom vorhanden ist, findet die Entwickelung des ersteren in den unabhängig von der Gefässbündelbildung entstandenen vorspringenden Leisten und Kanten statt.

Hierher gehören von den im ersten Kapitel beschriebenen Pflanzen Salvia officinalis und Chenopodium anthelminticum, bei beiden sind die vorspringenden Leisten eine Folge der jüngsten Blattanlagen.

Es bleibt mir nur noch übrig, einen kurzen Rückblick auf die Entwickelungsgeschichte der Collenchymringe zu werfen. In Betreff der Beziehungen zwischen diesen Ringen und den Gefässbündeln müssen wir auch hier 2 Typen unterscheiden: entweder ist ursprünglich zwischen Collenchymring und einem Theile der Gefässbündel ein bestimmter Zusammenhang vorhanden, oder der erstere entwickelt sich vollständig unabhängig von dem Mestom. Für den ersteren Fall ist mir nur ein Beispiel bekannt geworden, nämlich Philodendron eximium, jedenfalls verhält sich jedoch eine grössere Anzahl verwandter Philodendronarten ähnlich. Wir sehen hier, dass sowohl Collenchymring als auch die peripherischen Gefässbündel aus einem Folgemeristem hervorgehen, das der einzigen subepidermalen Schicht seinen Ursprung verdankt. Später ist in der Anordnung des Collenchymringes und jener Gefässbündel nur insofern eine Beziehung vorhanden, dass die letzteren viel näher an dem Collenchymringe als an den inneren Leitbündeln liegen.

Betreffs der übrigen Collenchymringe, deren Entwickelung vollständig unabhängig vom Mestom vor sich geht, und die in Folge dessen später auch gar keine Beziehungen zu den Gefässbündeln

haben, ist nur wenig zu sagen. Sie liegen stets, wenigstens in den Pflanzen, die ich untersuchte, direkt unter der Epidermis und sind entweder continuirlich oder von Spaltöffnungen, welche in Inseln oder Längsreihen liegen, unterbrochen. Das letztere ist der Fall bei Tradescantia, wo eigentlich vollkommen isolirte Stränge vorhanden sind, deren Anlage aber in einem ununterbrochenen Ringe erfolgt, und die in Folge dessen auch eher zu den Collenchymringen zu rechnen sind. Auf die Entstehung dieser unabhängig vom Mestom sich bildenden Collenchymringe brauche ich hier nicht näher einzugehen, sondern verweise auf die diesbezüglichen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen im ersten Capitel.

Nur auf einen Fall will ich noch besonders aufmerksam machen, nämlich auf Peperomia latifolia, wo, wie ich gezeigt habe, die Epidermis sich an der Bildung des Collenchymringes betheiligt, indem in den Zellen derselben successive tangentiale Wände auftreten, so dass nach und nach 5—6 Zellschichten an der Peripherie des Stammes liegen, die aus der ursprünglich einfachen Epidermis hervorgegangen sind.

Die Elemente dieser Zellschichten verdicken sich sehr bald collenchymatisch, und so kommt es, dass später, da vor jenen Theilungen der Epidermis bereits ein subepidermaler Collenchymring vorhanden ist, eine 7—8schichtige Collenchymlage an der Peripherie des Stammes sich findet, in welcher der nach aussen liegende Theil entwickelungsgeschichtlich der Epidermis, der nach innen liegende dagegen der Rinde angehört.

b) Anatomie und Entwickelungsgeschichte der einzelnen Collenchymzellen.

Als die wichtigsten der im 2. Capitel gegebenen Beobachtungen sind wohl folgende zu bezeichnen:

Die Collenchymzellen haben in der Regel einen prosenchymatischen Charakter. Sie sind ziemlich lang, oft bis 2 mm und darüber, zeigen sehr häufig nachträgliche Fächerung durch zarte Querwände und sind stets mit Saft erfüllt, führen jedoch wenig oder gar kein Chlorophyll. Auf den Längswänden besitzen die Collenchymzellen meistentheils longitudinal spaltenförmige Poren.

Hiervon zu unterscheiden sind diejenigen Collenchymzellen, welche einen mehr parenchymatischen Charakter haben und meistentheils durch nachträgliche collenchymatische Verdickung von Parenchymzellen entstanden sind.

Die Zellwandungen des Collenchyms färben sich stets mit Chlorzinkjodlösung hellblau, bleiben aber ungefärbt bei Einwirkung von Phloroglucin und Salzsäure. Die Quellbarkeit derselben in Wasser ist keine so starke, wie bis jetzt allgemein angenommen wurde, sie ist vielmehr, bei den specifisch mechanischen Collenchymzellen wenigstens, eine ziemlich unbedeutende; denn die Verkürzungen, welche dieselben bei Anwendung von wasserentziehenden Mitteln erfahren, betragen selten mehr als $^1/_2$ pCt. der ganzen Länge.

Die Elemente der Bildungsgewebe, aus denen sich später die Collenchymgruppen entwickeln, sind theils cambial, theils meristematisch zu nennen. Doch kommt es auch sehr oft vor, dass ein eigentliches Bildungsgewebe gar nicht vorhanden ist, und dass die collenchymatischen Verdickungen erst nachträglich an Parenchymzellen der Rinde stattfinden. Eine Trennung des Collenchyms in Unterabtheilungen, auf Grund dieser Verschiedenheiten in der Entstehung, dürfte jedoch ohne vorherige Kenntniss der Verschiedenheiten in der Function nicht berechtigt sein.

c) Mechanische Eigenschaften und Leistungen.

Die Elemente derjenigen Collenchymgruppen, welche Gegenstand der vorliegenden Untersuchungen waren, sind als specifisch mechanische Zellen zu betrachten.

Sie stehen in Betreff ihrer absoluten Festigkeit den echten Bastzellen nur wenig nach. Doch sind sie von diesen in einem sehr wesentlichen Punkte verschieden. Während nämlich bei den Bastzellen die Elasticitätsgrenze mit der absoluten Festigkeit ungefähr zusammenfällt, wird beim Collenchym die erstere schon bei verhältnissmässig geringer Belastung überschritten, die letztere erst dann, wenn diese Belastung um das 4—5 fache verstärkt worden ist.



Da nun, wie ich nachgewiesen habe, durch die Spannung, welche das Collenchym in jungen turgescenten Internodien und Blattstielen erfährt, zwar eine bleibende Verlängerung, nicht aber ein Zerreissen desselben herbeigeführt wird, so ist klar, dass dieses Gewebe in Folge seiner grossen absoluten Festigkeit dem intercalaren Aufbaue jener Pflanzentheile die nöthige Stütze gewähren kann, ohne jedoch dem Längenwachsthum derselben hinderlich zu sein. Dass das eigene Längenwachsthum des Collenchyms eine Folge jener durch den Turgor der übrigen Gewebepartieen hervorgerufenen Ausdehnung ist, kann wohl kaum bezweifelt werden. Ob aber die durch das Ueberschreiten der Elasticitätsgrenze hervorgerufene, bleibende Verlängerung der Collenchympartieen eine bestimmte Rolle dabei spielt, muss bei unserer jetzigen noch sehr lückenhaften Kenntniss der Wachsthumsvorgänge in den Zellwandungen dahin gestellt bleiben.

Erklärung der Figuren.

(Die Wandungen der Collenchymzellen sind hellgelb, die der Bastzellen dunkelgelb gefärbt. In den schematischen Figuren ist die Lage des noch im meristematischen oder cambialen Zustande befindlichen Gewebes mit grauer Farbe angegeben.)

Tafel XXVIII.

Fig. 1—4. Colocasia esculenta.

Fig. 1—3. Aufeinanderfolgende Stadien der Entwicklung des Collenchyms. In Fig. 1 treten Theilungen in der subepidermalen Schicht auf, die weiter von der Epidermis entfernt liegenden Cambiumbündel für die inneren Gefässbündel sind bereits gebildet. In Fig. 2 ist bereits ein 2—3 schichtiger Ring von Folgemeristem vorhanden, in welchem bei C. schon die Anfänge der Cambiumbündel für die peripherischen Gefässbündel nebst den zugehörigen Collenchymsträngen zu sehen sind. In Fig. 3 sind diese Cambiumbündel bedeutend weiter entwickelt, man sieht, dass sie in mehreren concentrischen Kreisen liegen und nach der Peripherie zu immer kleiner werden. (320)

Fig. 4. Ein jugendlicher Collenchymstrang mit dem dazugehörigen Mestombündel. Collenchym und Mestom stehen in ununterbrochenem Zusammenhange. (320)

Fig. 5—7. Foeniculum officinale.

Fig. 5. Querschnitt in der Nähe der Stammspitze. Das Cambiumbündel für Gefässbündel und Collenchymstrang ist im Entstehen begriffen. Es ist bereits nach innen und aussen über den kleinzelligen Meristemring hervorgewölbt. (320)

Fig. 6. Querschnitt durch einen älteren Collenchymstrang O Oelgang. Die Zellen in der subepidermalen Schicht haben weitere Lumina als die des übrigen Collenchyms. Man sieht ferner, dass die in der Nähe des Oelgangs liegenden Zellen kleinere Lumina besitzen, als die übrigen Parenchymzellen. Bei a der äussere Theil des collenchymatischen Gefässbündelbelegs. (200)

Fig. 7. Radialer Längsschnitt durch einen älteren Collenchymstrang, e Epidermis. Die Zellen der subepidermalen Schicht haben einen parenchymatischen Charakter, während die weiter nach innen gelegenen stark geneigte primäre Querwände zeigen und ausserdem öfters gefächert sind. Auf den radialen Längswänden sieht man longitudinal spaltenförmige Poren. (200)

Fig. 8 und 9. Levisticum officinale.

Fig. 8. Stück eines Querschnitts durch einen älteren Collenchymstrang. (200)

Fig. 9. Theil eines Querschnitts durch ein jugendliches Internodium, in dem noch kein Bast vorhanden ist. Die Anordnung der Oelgänge (o) ist eine sehr regelmässige. (25)

Fig. 10. Melanoselinum decipiens. Stück des Querschnitts durch einen älteren Stamm. Ph : Collenchymatisches Phelloderm, C.: Zellen des eigentlichen Collenchyms. (200)

Tafel XXIX.

Fig. 1—3. Chaerophyllum bulbosum.

Fig. 1—3. Zwei ihrem Alter nach verschiedene Leit- und Collenchymbündel von ein und demselben Querschnitt. Bei beiden ist das Collenchym noch im cambialen Zustande. In Fig. 1 ist der Zusammenhang zwischen Collenchym- und Mestomcambium noch nicht unterbrochen. In Fig. 2 dagegen sind schon einige Lagen Epenparenchym zwischen beiden vorhanden. O. Oelgang. (300)

Fig. 3. Theil eines Querschnitts durch einen älteren Stamm, bei s bemerkt man eine Verschmelzung zweier benachbarten Collenchymstränge. Echte Bastzellen sind nur im Bastringe vorhanden, die nach der Peripherie zuliegenden Gefässbündelbelege sind collenchymatisch. (25)

Fig. 4—7. Eryngium campestre.

Fig. 4. Querschnitt durch ein noch vollkommen homogenes Cambiumbündel, das an der Peripherie eines jungen Blattstieles liegt. Der Oelgang ist noch nicht vorhanden. (320)

Fig. 5. Längsschnitt durch ein etwas älteres derartiges Cambiumbündel O. Region des Oelgangs. (320)

Fig. 6. Querschnitt durch einen älteren Blattstiel. Die Belege sämmtlicher Gefässbündel sind collenchymatisch, während der nach innen liegende Theil der peripherischen Collenchymstränge als Bast ausgebildet ist. (25)

Fig. 7. Querschnitt durch ein solches peripherisches Collenchymbündel. O. Oelgang. B. zum collenchymatischen Beleg des radial opponirten Gefässbündels gehörig. (200)

Tafel XXX.

Fig. 1. Eryngium campestre. Radialer Längsschnitt durch ein peripherisches Collenchymbündel, dessen innerer Theil in Bast umgewandelt ist. (200)



Fig. 2—4. Piper spurium.

Fig. 2. Querschnitt durch einen älteren Stamm. (25)

Fig. 3. Radialer Längsschnitt durch einen Collenchymstrang e. Epidermis. Die Zellen der subepidermalen Schicht haben einen parenchymatischen Charakter. (300)

Fig. 4. Querschnitt durch einen älteren Collenchymstrang, in welchem sich bereits einige Zellen in Bastzellen umgewandelt haben. (200)

Fig. 5. Cubeba officinalis. Theil eines Querschnitts durch einen älteren Stamm. (25)

Fig. 6—10. Enkea speciosa.

Fig. 6-9. Schematische Darstellung der aufeinanderfolgenden Stadien bei der Entstehung der Collenchymgruppen. Werden die Inseln von Protenparenchym, wie in Fig. 7 bei a nach aussen vorgewölbt, so entsteht an deren Stelle eine Unterbrechung des Collenchyms; werden diese Vorwölbungen an allen Proteninseln gebildet, so entstehen, wie dies bei Cubeba officinalis der Fall ist, lauter isolirte Collenchymstränge, von denen jeder mit je einem der grösseren Gefässbündel in einem Radius steht. Dazwischen giebt es natürlich alle Uebergänge.

Fig. 10. Theil eines Querschnitts durch ein Internodium, in dem noch kein Bast vorhanden ist. (50)

Fig. 11. Theil eines Querschnitts durch einen älteren Stamm, in dem die Bildung echter Bastzellen, sowohl im Bastring als auch im Collenchym bereits stattgefunden hat. Es sind hier mehrere Collenchymstränge isolirt. (50)

Fig. 12—14. Querschnitte durch aufeinanderfolgende Stadien der Umwandlung des Collenchyms in echten Bast. (300)

Fig. 15—17. Arthante Rollinsonii.

Fig. 15. Theil eines Querschnitts durch einen Collenchymstrang. (200)

Fig. 16. Theil eines Querschnitts durch ein junges Internodium. (50)

Fig. 17. Theil eines Querschnitts durch einen älteren Stamm. Der Bastring ist auch hier noch nur der Anlage nach vorhanden. (50)

Tafel XXXI.

Fig. 1—7. Leonurus Cardiaca.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Internodium, in welchem noch keine echten Bastzellen vorhanden sind. Man sieht, dass den 4 grossen Collenchymsträngen keine Gefässbündel opponirt sind. (25)

Fig. 2. Querschnitt durch eine der 4 Hauptkanten in der Nähe der Vegetationsspitze. (300)

Fig. 3. Längsschnitt durch eine solche Kante. (300)

Fig. 4. Anlage eines der kleineren Collenchymbündel. (200)

Fig. 5. Ein solches Collenchymbündel im fertigen Zustande. (250)

Fig. 6. Theil eines Querschnitts durch einen älteren Collenchymstrang und zwar durch einen der 4 in den Hauptkanten stehenden. (300)

Fig. 7. Längsschnitt durch einen ähnlichen Strang. (300)

Fig. 8—11. Salvia officinalis.

Fig. 8. Querschnitt durch eine der 4 Kanten des Stammes in der Nähe der Vegetationsspitze. Bei a. die ersten Theilungen zur Anlage des Collenchymbündels. (300)

Fig. 9. Querschnitt durch ein Internodium in welchem noch kein Bast gebildet ist. (25)

Fig. 10. Querschnitt durch ein kleines Bastbündel, welches an der Innenseite des Collenchymstranges liegt. Die Zellen sind sämmtlich zu Bastzellen ausgebildet. (300)

Fig. 11. Querschnitt durch ein ähnliches Bastbündel; in der Mitte desselben sieht man einige unverdickte cambiformartige Zellen. (300.)

Tafel XXXII.

Fig. 1—4. Clematis Vitalba.

Fig. 1. Querschnitt durch eine Kante eines jüngeren Internodiums, in welchem noch kein Bast gebildet ist. (200.)

Fig. 2. Querschnitt durch eine Kante eines älteren Internodiums, in welchem schon Bast gebildet ist. (200.)

Fig. 3. Längsschnitt durch eine ähnliche Kante. (200.)

Fig. 4. Gesammtquerschnitt durch ein älteres Internodium. (25.)

Fig. 5—7. Chenopodium anthelminticum.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Kante des Stammes in der Nähe des Vegetationspunktes. (320.)

Fig. 6. Längsschnitt durch eine solche Kante. (320.)

Fig. 7. Gesammtquerschnitt durch ein älteres Internodium. (15.)

Fig. 8—11. Tradescantia Sellowi.

Fig. 8. Theil eines Querschnittes durch einen Collenchymstrang eines älteren Internodiums. (200.)

Fig. 9. Gesammtquerschnitt durch ein älteres Internodium. Der Bastring ist nur in der Anlage vorhanden. (25.)

Fig. 10. Querschnitt durch den Stamm in der Nähe der Vegetationsspitze. Die 2 unterhalb der Epidermis liegenden Zellschichten sind das Bildungsgewebe des Collenchyms. (300.)

Fig. 11. Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium der Entwicklung. Man sieht, dass die Zellen unterhalb der Epidermis einen cambialen Charakter zeigen. (300.)

Tafel XXXIII.

Fig. 1—3. Philodendron eximium.

Fig. 1. Querschnitt durch ein älteres Internodium. Die in der Nähe des Collenchymringes liegenden Gefässbündel sind kleiner als die weiter nach innen liegenden und fast in einem Kreise angeordnet. (25.)

Fig. 2. Querschnitt durch das Bildungsgewebe des Collenchymringes. Bei C. sind die Cambiumbündel zweier peripherischen Gefässbündel sichtbar. (320.)

Fig. 3. Querschnitt durch ein älteres Internodium. Die collenchymatische Verdickung ist ziemlich schwach. (260.)

Fig. 4—8. Volkameria inermis.

Fig. 4. Querschnitt durch den Stamm in der Nähe der Vegetationsspitze Die 2—3 Zellschichten unterhalb der Epidermis sind das Bildungsgewebe des Collenchyms. (320.)



Fig. 5. Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium der Entwickelung, die Zellen unterhalb der Epidermis haben einen ziemlich cambialen Charakter. (320.)

Fig. 6 u. 7. Zwei aufeinander folgende Stadien in der Entwickelung des Collenchymringes. In Fig. 7 ist die Verdickung bereits bedeutend stärker geworden, gleichzeitig bildet sich das erste Periderm in den Zellen des Collenchyms. (200.)

Fig. 8. Längsschnitt durch dasselbe Internodium, welchem der Querschnitt in Fig. 6 entnommen ist.

Fig. 9. Tournefortia heliotropioides. Querschnitt durch einen Theil des subepidermalen Collenchymrings. Bei i charakteristische Intercellularräume. (200.)

Fig. 10—14. Peperomia latifolia.

Fig. 10. Querschnitt durch den Mittelnerv eines älteren Blattstiels. (150.)

Fig. 11. Querschnitt durch ein ziemlich junges Internodium. In den Zellen der Epidermis treten tangentiale Wände auf. (200.)

Fig. 11. Längsschnitt durch ein ähnliches Internodium. (150.)

Fig. 13. Längsschnitt durch ein älteres Internodium; die 4 äussersten Zellschichten gehören entwickelungsgeschichtlich der Epidermis an. (150.)

Fig. 14. Querschnitt durch dasselbe Internodium. (150)

Ueber mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte mit besonderer Berücksichtigung der Torsionserscheinungen.

Gekrönte Preisschrift der philosophischen Fakultät der königlichen Universität zu Berlin.

Von

Albrecht Zimmermann,

stud. rer. nat. et math.

Einleitung.

Seit Charles Darwin mit seiner Theorie der natürlichen Zuchtwahl der Naturwissenschaft ein Mittel geboten, die unzähligen zweckmässigen Einrichtungen, die uns in der Natur entgegentreten, in natürlicher Weise zu erklären, haben Zoologen und Botaniker sich in gleicher Weise bemüht, solche Anpassungen in der organischen Welt aufzufinden. Unter den Botanikern hat bereits 1855 Nägeli[1]) eine grosse Anzahl solcher Erscheinungen aufgezählt und in neuester Zeit sind unzählige Anpassungen in der botanischen Literatur aufgeführt worden. Besonders sind es aber wohl zwei Klassen von Erscheinungen, die in den letzten Decennien vielfach behandelt sind; ich meine die Vorrichtungen zur Bestäubung der Pflanzen und die zur Verbreitung der Samen. Und es tritt auch in der That wohl nirgends sonst die grosse Zweckmässigkeit im Bau

---

1) Entstehung und Begriff der naturhistor. Art. München 1865, 2. Aufl. p. 19 ff. u. Anm. 4.

der Pflanzen klarer zu Tage: Fast jede Art besitzt eine ihr eigenthümliche Vorrichtung, um die Bestäubung ihrer Narbe zu erleichtern und das direkte Niederfallen ihrer Samen zu verhindern.

Was nun speciell die Verbreitungsmittel der Samen anbetrifft, so sind dieselben oft einfacher Natur, und es bedarf nur eines Blickes, um ihren Mechanismus zu erkennen. Wer würde z. B. nicht bei der weit ausgebreiteten Haarkrone einer Tragopogon-Frucht sogleich an die Verbreitung durch den Wind, bei den klebrigen Früchten der Klette an die Verbreitung durch die Thiere denken?

Dennoch zeigt sich, dass man an einem solchen Mechanismus um so zahlreichere zweckmässige Einrichtungen findet, je genauer man denselben studirt; und es ist besonders das Verdienst Hildebrands[1]), in verschiedenen Abhandlungen solche Beziehungen klargelegt zu haben. Derselbe theilt das ganze Pflanzenreich nach den verschiedenen Agentien der Verbreitung in 4 verschiedene Klassen ein; in die ersten drei rechnet er diejenigen Pflanzen, deren Samen durch den Wind, das Wasser und die Thiere verbreitet werden; in die vierte zählt er endlich diejenigen, die in sich selbst ein Mittel zur Ausstreuung ihrer Samen besitzen: die Turgescenz und das Austrocknen bestimmter Gewebepartieen.

Es ist nun die Aufgabe der vorliegenden Arbeit, eine genauere Kenntniss einiger Einrichtungen, die in die letztere dieser Klassen fallen, anzubahnen, und zwar kam es mir besonders darauf an, einen möglichst tiefgehenden Einblick in diese oft nicht leicht zu durchschauenden Mechanismen zu gewinnen.

Der gestellten Aufgabe gemäss suchte ich vor Allem die mit Torsion verbundenen Erscheinungen in meine Untersuchungen hereinzuziehen. Dieselben beobachtet man an den Hülsen vieler Papilionaceen, den geknieten Grannen der Gramineen und den Theilfruchtschwänzen der meisten Geraniaceen. Inwieweit übrigens diese hygroscopischen Torsionen zur Verbreitung der Samen beitragen, darüber hatte ich leider bis dahin noch keine Gelegenheit, in der freien Natur genauere Beobachtungen zu machen; ich muss deshalb

---

1) Verbreitungsmittel der Pflanzen, Leipzig 1873, Pringsheims Jahrb. IX. p. 237 ff., Bot. Ztg. 1872 p. 1 ff., p. 133 ff., p. 853 ff.

in dieser Beziehung auf die Angaben von Hildebrand[1]) und Steinbrink[2]) verweisen. Meine Aufgabe war es nur, eine mechanische Erklärung der hygroscopischen Erscheinungen zu geben. Auch sah ich mich aus diesem Grunde genöthigt, noch ein besonderes, mehr theoretisches Kapitel über die Torsion einer spiraliggestreiften Zelle einzuschieben.

Am Ende werde ich dann noch das Fortschleudern der Oxalis-Samen besprechen, da dasselbe nach meinen Untersuchungen anders zu erklären ist, als es bisher in der Literatur geschehen.

I. Torsion der Gramineengrannen.

Die hygroscopische Torsion der Gramineengrannen ist schon mehrfach untersucht und beschrieben worden. Erwähnt wird dieselbe bereits 1852 von M. Wichura[3]), der auch an dieser Stelle schon auf die grosse Constanz in der Richtung der Drehung hinweist, allerdings verzichtet er, wie es auch wohl zu jener Zeit kaum anders zu erwarten war, auf jede mechanische Erklärung und sieht in der Torsion eine Wirkung der Lebenskraft.[4]) Der erste Versuch einer mechanischen Erklärung rührt wohl von Hildebrand[5]) her; da jedoch dieselbe bereits von Nägeli und Schwendener[6]) für unrichtig erklärt und von Fr. Darwin[7]) auf das Schlagendste widerlegt ist, dürfte es wohl nicht nöthig sein, hier näher darauf einzugehen.

Den Angaben Hildebrand's stellten nämlich Nägeli und Schwendener die allerdings nicht näher geprüfte Vermuthung entgegen, dass der Sitz der Drehung in den einzelnen Zellen der

1) Pringsh. Jahrb. IX p. 248 u. 265 und Bot. Ztg. 1872 p. 873.
2) Bot. Ztg. 1878 p. 580 seq.
3) Flora 1852 p. 66 ff.
4) l. c. p. 105.
5) Pringsh. Jahrb. IX. p. 270 ff.
6) Mikroskop, 2. Aufl. p. 416.
7) Transaction of the Linnean Society of London Second Series Botany I. p. 158 u. p. 163.



Granne zu suchen sei. Die Richtigkeit dieser Annahme wurde dann von Fr. Darwin — der übrigens jene Vermuthung nicht gekannt zu haben scheint — in exakter Weise bestätigt. Ueberhaupt könnte es nach den Untersuchungen Darwin's überflüssig erscheinen, noch einmal diesen Gegenstand zu behandeln, doch glaube ich in einem Punkte wenigstens eine etwas genauere Einsicht in den höchst interessanten Mechanismus gewonnen zu haben. Schliesslich verdient noch das Werk Duval Jouve's: Étude anatomique de l'arête des Graminées [1]) an dieser Stelle erwähnt zu werden, wenn es auch über den Grund der Torsion keine näheren Angaben enthält. Seiner Terminologie folgend, werde ich der Kürze wegen den unteren tordirenden Theil der geknieten Grannen („arêtes complètes"), den er „colonne" nennt, als „Säulchen" bezeichnen.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf verschiedene Avena-Arten (A. sterilis, A. brevis, A. elatior) und Stipa pennata. Ich bespreche zunächst die an A. sterilis gewonnenen Resultate.

Avena sterilis.

Nach den Angaben der oben genannten Autoren kann ich es wohl als bekannt voraussetzen, dass das Säulchen der Grannen von Avena sterilis zum grössten Theil aus stark verdickten Zellen besteht (cfr. Fig. 8), die nur nahe der Mitte der Granne von einem schwachen Gefässbündel (bei g Fig. 8) durchzogen und von 2 symmetrisch gelegenen Punkten des Umfangs aus von 2 ziemlich weit ins Innere hineinragenden Streifen chlorophyllführenden Parenchyms (p) durchsetzt werden.

Weniger bekannt war jedoch die Beschaffenheit dieser mechanischen Zellen selbst, und namentlich fand ich über ihre Molecularstructur keine genauen Angaben, abgesehen vielleicht von einer ziemlich unbestimmt gehaltenen Behauptung Duval Jouve's; dieser sagt nämlich [2]) von den mechanischen Zellen aus dem Säulchen von A. barbata, das mit dem von A. sterilis vollkommen übereinstimmen soll: „les canalicules sont (d'ailleurs) généralement disposés en lignes

1) Paris 1871. Extrait des Mémoires des Sciences et lettres de Montpellier (Section des Sciences).

2) l. c. p. 54.

spiralés.“ Ich suchte deshalb hierüber vor Allem Klarheit zu erlangen und kam dabei zu dem auffallenden Resultate: dass wir es in dem Stereom des Säulchens keineswegs mit lauter gleichartigen Zellen zu thun haben. Es sind vielmehr die äussersten Zellen, ungefähr 2—3 Schichten, prosenchymatisch zugespitzt und lassen an dem spiraligen Verlaufe ihrer spaltenförmigen Poren eine linksläufig-spiralige Anordnung der Micellen erkennen (cfr. Fig. 10), eine Annahme, die übrigens auch durch Untersuchungen im polarisirten Lichte bestätigt wurde. Von diesen sind nun die inneren, zur Reifezeit meist stark gebräunten Zellen anatomisch ganz verschieden. Sie sind zwar auch ziemlich lang, haben aber entweder vollkommen horizontale oder nur ganz minimal geneigte Querwände. Ferner zeigen sie eine ganz eigenthümliche Anordnung der Micellarreihen; diese bilden in den inneren Zellen nämlich keine Spiralen, sondern mehr oder weniger zur Horizontalen geneigte Ringe. Es schien dies schon deshalb wahrscheinlich, weil man auf Längsschnitten nie eine Kreuzung der hier ziemlich grossen und sehr zahlreichen Poren an 2 aneinander stossenden Membranen findet, obwohl, wie auf Querschnitten ersichtlich, stets die Poren von anliegenden Membranen aufeinander stossen. Es gelang aber an dünnen Schnitten, die nur eine Zellschicht enthielten, durch Umdrehung derselben zwischen 2 Deckgläschen, dies zweifellos zu constatiren, denn es entsprachen dann, wenn man stets die zugekehrte Membran ins Auge nahm, von der einen Seite gesehen, die Poren einer rechts-, von der anderen einer linksläufigen Spirale; vortheilhaft schien es hierbei noch, wenn sich in der betreffenden Zelle gerade eine Luftblase befand, wodurch jede Täuschung unmöglich wurde (cfr. Fig. 13 a u. b). Uebrigens sieht man auch an den Zellen, die in Salpetersäure und chlorsaurem Kali isolirt sind und so leicht gerollt werden können, deutlich Neigungsänderungen der Poren (cfr. Fig. 11 u. 12).

Nachdem nun diese Thatsache festgestellt, schien es von Wichtigkeit zu sein, die Orientirung dieser Ringe im ganzen Organe zu bestimmen. Dies wurde an schiefen Schnitten ausgeführt, an denen zu erkennen war, dass diese Ringe, von der Mitte der Säule aus gesehen, von rechts unten nach links oben aufsteigen, also in der unversehrten Granne mit einander verbunden, eine linksläufige Spirale bilden würden.

Es zeigten nämlich an solchen Schnitten, bei denen das Gefässbündel und das grüne Parenchym die Orientirung sehr erleichterten, die Poren oberhalb der Mitte gerade die umgekehrte Neigung wie unterhalb derselben, während sie in der Mitte selbst ungefähr horizontal verliefen, und zwar verliefen sie an dem zugekehrten Ende stets von links unten nach rechts oben.

Auf Grund dieser anatomischen Thatsachen wage ich es nun, folgende Erklärung des hygroscopischen Mechanismus im Säulchen zu geben, deren Richtigkeit ich im Folgenden auch experimentell glaube beweisen zu können:

Die eigentliche drehende Kraft liegt lediglich in den äusseren Zellen, deren Micellarreihen spiralig verlaufen, und die anderen mechanischen Zellen, die kein actives Torsionsbestreben besitzen, wirken nur durch ihre starke Contraction beim Austrocknen verstärkend auf die Drehung ein.

Diese Erklärung weicht übrigens nur insofern von der Darwin'schen ab, als sie zwischen den mechanischen Zellen einen Unterschied macht und nur dem einen Theile Torsionsbestreben zuschreibt, was Darwin bei Avena nicht erwähnt, bei Stipa aber, wie wir noch näher sehen werden, allerdings nicht mit vollkommener Bestimmtheit negirt.

Um zunächst den Nachweis zu führen, dass die äusseren Zellen beim Austrocknen sich nach links drehen, hat man nur nöthig, möglichst feine Längsschnitte, die nur 2 oder 3 Zellen enthalten, von der Oberfläche der Granne abzulösen; man wird dann stets finden, dass diese Schnitte sich beim Austrocknen constant nach links drehen, beim Befeuchten wieder gerade strecken; und zwar sind diese Drehungen meist stärker als die der ganzen Granne; an einem Schnitte betrug die Höhe einer ganzen Umwindung ca. 2 mm, während sie an der Granne nicht unter 4 mm beträgt.

Noch leichter gelingt dieser Beweis übrigens auf indirectem Wege. Legt man nämlich das Säulchen der Granne einige Stunden in Kali causticum, so wird man finden, dass die Zellen sich in dieser Flüssigkeit isoliren, und von diesen isolirten Zellen werden dann unter dem Mikroskop diejenigen, welche die spiraligen Micellarreihen besitzen, eine sehr starke Drehung nach rechts erkennen lassen, die besonders

durch das excentrische Lumen dieser Zellen deutlich hervortritt (cfr. Fig. 9); ebenso, aber bedeutend schwächer, zeigt sich diese Drehung, wenn man, wie es bereits Darwin angegeben, diese Zellen in Salpetersäure und chlorsaurem Kali isolirt. Beide Erscheinungen scheinen mir das Vorhandensein eines Torsionsbestrebens unzweifelhaft zu bestätigen, denn sowohl Kali als Salpetersäure bewirken eine starke Quellung und wenn diese die gerade Stellung des feuchten Zustandes in eine rechtsgewundene überführt, so muss Austrocknen eine Linksdrehung bewirken.

Die Ursachen dieser Drehung werde ich im folgenden Kapitel eingehender behandeln.

Dass nun ferner die Zellen mit ringförmig verlaufenden Micellarreihen kein Torsionsbestreben besitzen, folgt daraus, dass diese Zellen, in Kali isolirt, auch nicht die geringste Spur einer Drehung zeigen, andererseits gelang es mir auch nicht an den feinsten Schnitten, von denen einer nur aus einer Zelle und der Hälfte der anstossenden bestand, irgend welche Drehungen zu constatiren. Es ist übrigens auch nicht einzusehen, wie eine Zelle mit ringförmig verlaufenden Micellarreihen ein Drehungsbestreben erhalten soll.

Hingegen besitzen diese Zellen beim Austrocknen eine sehr bedeutende active Contraction; nach directen Messungen im feuchten und im ausgetrockneten Zustande beträgt dieselbe mindestens 12 bis 15 pCt. der ursprünglichen Länge.

Schliesslich kann man noch die Frage aufwerfen, ob nicht vielleicht die sonst doch nicht gerade häufige Anordnung der Micellen zu schiefen Ringen mit dem vorliegenden Mechanismus in irgend welchem Zusammenhange steht. Ich will auch wirklich eine denkbare Beziehung dieser Art anführen, die, wie mir scheint, sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, wenn es mir auch nicht gelungen ist, die Richtigkeit derselben experimentell zu beweisen. Um jedoch diese Erklärung geben zu können, kommt es vor Allem darauf an, klar zu legen, in welcher Weise eine einzelne derartige Zelle sich beim Austrocknen verhält, wenn die Wassermolecüle nicht in allen Richtungen in gleicher Menge eingelagert sind. Um dies Problem zunächst etwas zu vereinfachen, nehme ich an, die Wasserabgabe sei in einer Richtung = 0, in der anderen gleich einer bestimmten Grösse. Dies ändert natürlich an der Allgemeinheit des Problems

selbst Nichts; denn wäre die Contraction in der einen Richtung = a, in der anderen = b und a > b, so kann man sich den Vorgang stets so vorstellen, als contrahire sich die Zelle zuerst in allen Richtungen um b, was natürlich einer einfachen Verkleinerung gleich kommt, und dann in der erstgenannten Richtung um a — b. Um mich jedoch nicht allzu sehr in mathematischen Deductionen zu verlieren, will ich es versuchen, diesen Fall durch einfachere Betrachtungen klar zu legen. Zu diesem Zwecke denke ich mir einen Cylinder, der aus lauter schiefgestellten Ringen zusammengesetzt ist, wie Fig. 3 auf der ganzen, Fig. 2 auf der halben abgerollten Cylinderfläche zeigt, und zwar nehme ich an, dass die Contraction in der Richtung senkrecht zu diesen Ringen stattfinden soll, dann kann ich mir dies einfach dadurch hervorgebracht denken, dass ich immer den zweiten Ring aus dieser Reihe entferne und die übrigbleibenden aufeinanderfallen lasse (in unserem Falle Fig. 2 sind die dunklen Ringe fortgedacht). Es ist unmittelbar aus Fig. 2 klar, dass dann die frühere Horizontale AB in lauter kleine Stücke zerfällt: 1 rückt nach 1', 2 nach 2' etc. Diese Stücke werden sich um so mehr nähern, je dünner die Ringe; sind diese unendlich dünn, wird aus jenen Stücken die Gerade AB'. Soll nun aber eine Horizontale horizontal bleiben, so ist dies offenbar nur in der Weise möglich, dass wir uns den ganzen Cylinder um A herumgedreht denken, bis AB' mit den Horizontalen zusammenfällt, wie dies durch die gestrichelte Linie angegeben. Es neigt sich offenbar in diesem Falle der Cylinder nach derjenigen Seite, wo die Ringe am höchsten sind. Es ist ferner klar, dass diese Neigung sich nur quantitativ ändert, wenn diese Ringe eine verschiedene Dicke besitzen, wenn z. B. die fortfallenden nur $^1/_2$, $^1/_3$ mal etc. so dick sind, als die zurückbleibenden.

Ebenso muss man sich nun auch das Austrocknen einer Zelle mit ringförmigen Micellarreihen vorstellen, wenn man wenigstens annimmt, dass die Quellung senkrecht zur Porenrichtung die stärkere ist, eine Annahme, deren Wahrscheinlichkeit ich später noch begründen werde. Es neigen sich dann also sämmtliche Zellen nach der Richtung, in welcher die Micellarringe am höchsten sind, und da letztere in der ganzen Granne, von innen gesehen, wie bereits angegeben, von rechts unten nach links oben ansteigen, so würde das Schiefrichten bei dieser Art der Verbindung nur dadurch

Der zweite Fall ist der, dass die Quellungsintensität zwar in verschiedenenen Richtungen verschieden ist, dass aber die Micellarreihen und somit auch die Richtungen der grössten und der kleinsten Quellungsintensität horizontal und vertical verlaufen. In diesem Falle bewirkt offenbar eine Quellung in der Längsrichtung einfach eine Längenzunahme des Cylinders, eine solche in der Querrichtung eine Erweiterung seines Umfanges.

Vollkommen anders wird jedoch das vorliegende Problem, wenn die Quellungsintensität in der Richtung der beiden sich kreuzenden Micellarreihen verschieden ist, und diese in Spiralen um den Cylinder verlaufen. In letzterem Falle wird im Allgemeinen Torsion stattfinden. Um diese Behauptung jedoch mit aller Strenge nachweisen zu können, sehe ich mich zu eingehenderen mathematischen Deductionen genöthigt. Ich betrachte zu diesem Zwecke den Cylinder auf der abgerollten Cylinderfläche, wo offenbar eine Spirale [1]) als ein System von parallelen Linien erscheint, wie AD, A'D', A"D" etc. in Fig. 1. Es ist nun ferner leicht ersichtlich, dass der durch Quellung entstandene Cylinder gedreht ist, wenn das aus dem Dreieck ABD entstandene Dreieck nach der Quellung nicht mehr rechtwinklig ist, und es hängt die Richtung der Drehung davon ab, ob der Winkel ABD nach der Quellung $<$ oder $> \frac{\pi}{2}$ geworden ist.

Ferner werde ich mich im Folgenden der nachstehenden Buchstaben bedienen, deren Bedeutung aus Fig. 1 leicht ersichtlich:

Es sei Linie AB mit c,
- - - AC - b,
- - - CD - d,
- - - AD - s,
- - - CB - a,
- - - BD - e,
ferner der Winkel ACB mit γ,
- - - ABD - β bezeichnet.

Mit denselben Buchstaben sollen nun auch die entsprechenden

1) Natürlich verstehe ich an dieser Stelle — wie auch an allen folgenden — unter Spirale eine Linie, die in der Botanik diesen Namen führt, eine Schraubenlinie im mathematischen Sinne.

Uebrigens sagt Darwin[1]) auch nur von diesen Zellen: I believe that both the internal and the external cells of the awn are capable of independent Torsion; but whether this be so or not, it is certain that the small external cells exhibit the power in a far higher degree.

Schliesslich sei noch bemerkt, dass es an den Säulchen dieser Grannen wegen der Grösse der betreffenden Zellen gerade besonders leicht ist, auf schiefen Längsschnitten die Orientirung der Micellarringe in der ganzen Granne zu constatiren; auch in diesen Punkten stimmen Avena sterilis und Stipa pennata vollkommen überein.

II. Mechanische Erklärung der Torsion einer einzelnen Zelle.

Um klar legen zu können, wie man sich das durch Quellung oder Austrocknung hervorgerufene Torsionsbestreben einzelner Zellen zu erklären hat, betrachte ich zunächst, ebenso wie es Nägeli und Schwendener[2]) kurz andeuten, um alle radialen Spannungen zu eliminiren, einen unendlich dünn gedachten Hohlcylinder.

1. Quellung des unendlich dünn gedachten Cylinders.

Bei einem solchen giebt es zunächst 2 Fälle, in denen offenbar keine Torsion durch Quellung bewirkt wird. Der erste Fall ist der, dass die Quellungsintensität in allen Richtungen gleich stark ist, wenn also ein Kreis nach der Quellung ein Kreis geblieben ist, der nur seinen Radius vergrössert hat. Wir erhalten so offenbar einen Cylinder, der vollkommen dem Bilde entspricht, das man durch ein Vergrösserungsglas erhält. Es ist in diesem Falle vollständig gleichgültig, wie die Micellarreihen verlaufen.

---

1) l. c. p. 158.
2) Mikroskop 2. Aufl. p. 431.

$$\frac{x}{y} = \frac{\cos\gamma_, (b-d)}{2a} \pm \sqrt{\frac{\cos^2\gamma_, (b-d)^2}{4a^2} + \frac{bd}{a^2}}$$

$$= \frac{1}{2a}\left[\cos\gamma_, (b-d) \pm \sqrt{\cos^2\gamma_, (b-d)^2 + 4bd}\right]$$

Von diesen beiden Lösungen ist aber nur die eine brauchbar; denn da der Wurzelausdruck stets grösser ist, als das vorhergehende Product, so wird, selbst wenn dieses positiv ist, die Wurzel negativ genommen ein negatives Resultat ergeben, was keinen Sinn hat. Es hat also nur das Resultat:

$$\frac{x}{y} = \frac{1}{2a}\left[(b-d)\cos\gamma_, + \sqrt{(b-d)^2\cos^2\gamma_, + 4bd}\right] \quad \text{(II)}$$

einen Sinn; dieses hat aber auch stets einen reellen positiven Werth, da die Summe unter dem Wurzelzeichen ihrer Natur nach nie negativ werden kann.

Hieraus folgt also, dass, wenn der Winkel, den die Micellarreihen mit einander einschliessen ($\gamma_,$), bestimmt ist, es nur ein ganz bestimmtes Verhältniss der Quellungsintensitäten giebt, das keine Drehung bewirkt.

Soll z. B. der Winkel nach der Quellung nicht geändert sein, so dass also $\gamma_, = \gamma$, so muss auch sein nach Gleichung I. p. 553:

$$\cos\gamma_, = \frac{a^2 - bd}{a(b-d)}$$

Dies in obige Gleichung eingesetzt giebt:

$$\frac{x}{y} = \frac{1}{2a}\left[\frac{(b-d)(a^2-bd)}{a(b-d)} + \sqrt{\frac{(b-d)^2(a^2-bd)^2}{a^2(b-d)^2} + 4bd}\right]$$

$$= \frac{1}{2a}\left[\frac{a^2-bd}{a} + \sqrt{\frac{a^4 - 2a^2bd + b^2d^2 + 4bda^2}{a^2}}\right]$$

$$= \frac{1}{2a}\,\frac{a^2 - bd + a^2 + bd}{a}$$

$$= \frac{2a^2}{2a^2} = 1.$$

Hieraus folgt, dass, wenn der Winkel, den die Micellarreihen einschliessen, sich bei der Quellung nicht ändert, nur dann keine Torsion stattfindet, wenn die Quellungsintensitäten gleich sind.

Betrachten wir nun ferner den Ausdruck $(b-d)\cos\gamma_, + \sqrt{(b-d)^2\cos^2\gamma_, + 4bd}$ als Function von $\gamma_,$ und differenziren dieselbe nach $\gamma_,$, so erhalten wir:

$$f'(\gamma_{,}) = -(b-d)\sin\gamma_{,} + \frac{-2(b-d)^2 \sin\gamma_{,} \cos\gamma_{,}}{2\sqrt{(b-d)^2\cos^2\gamma_{,} + 4bd}}$$

$$= -\sin\gamma_{,}\left((b-d) + \frac{(b-d)^2\cos\gamma_{,}}{\sqrt{(b-d)^2\cos^2\gamma_{,} + 4bd}}\right)$$

$$= -(b-d)\sin\gamma_{,}\left(1 + \frac{(b-d)\cos\gamma_{,}}{\sqrt{(b-d)^2\cos^2\gamma_{,} + 4bd}}\right)$$

Diese abgeleitete Funktion ist offenbar negativ, wenn $b > d$, d. h. wenn AD die weniger steile Spirale darstellt, wie aus Fig. 1 leicht ersichtlich, da $\sin\gamma_{,}$ und der letzte Factor obigen Productes stets positiv sein müssen. Hieraus folgt, dass für $b > d$ die Function abnimmt mit wachsendem $\gamma_{,}$; da sie nun für $\gamma_{,} = \gamma$ der Einheit gleich ist, muss

$$\text{für } \gamma_{,} > \gamma \quad \frac{x}{y} < 1$$

$$\text{für } \gamma_{,} < \gamma \quad \frac{x}{y} > 1 \text{ sein.}$$

Auf unsere Frage angewendet, bedeutet dies also:

Nur bei einem mathematisch bestimmten Verhältnisse der Quellungsintensitäten findet keine Drehung statt, und zwar muss sich in diesem Falle die weniger steile Spirale mehr ausdehnen, wenn der durch Quellung entstandene Winkel zwischen den beiden Micellarreihen grösser ist als der ursprüngliche, die steilere dagegen, wenn derselbe kleiner als der ursprüngliche; und es ist dabei die Verschiedenheit der Quellungsintensitäten um so geringer, je kleiner die Aenderung des genannten Winkels ist. Sie sind gleich, wenn der Winkel gleich bleibt.

Um nun zweitens über die Richtung der Drehung in den übrigen Fällen eine Entscheidung fällen zu können, haben wir, wie bereits bemerkt, den Winkel β ins Auge zu fassen und zu untersuchen, in welchem Falle derselbe spitz, in welchem er stumpf ist. Zu diesem Zwecke dienen uns folgende Gleichungen, deren Richtigkeit aus Fig. 1 leicht ersichtlich:

$$c_{,}^2 = a_{,}^2 + b_{,}^2 - 2a_{,}b_{,}\cos\gamma_{,}$$

$$e_{,}^2 = a_{,}^2 + d_{,}^2 + 2a_{,}d_{,}\cos\gamma_{,}$$

$$\cos\beta_{,} = \frac{c_{,}^2 + e_{,}^2 - s_{,}^2}{2\,e_{,}\,c_{,}}$$

$$= \frac{2\,a_{,}^2 + b_{,}^2 + d_{,}^2 - 2\,a_{,}\,(b_{,} - d_{,})\cos\gamma_{,} - s_{,}^2}{2\,e_{,}\,c_{,}}$$

$$= \frac{2\,a_{,}^2 - 2\,b_{,}\,d_{,} - 2\,a_{,}\,(b_{,} - d_{,})\cos\gamma_{,}}{2\,e_{,}\,c_{,}}$$

$$= \frac{a_{,}^2 - b_{,}\,d_{,} - a_{,}\,(b_{,} - d_{,})\cos\gamma_{,}}{e_{,}\,c_{,}}.$$

Wir haben nun zu entscheiden, wann der letztere Werth positiv und wann er negativ ist, und zwar kommt es dabei nur auf den Zähler an, da der Nenner stets positiv und endlich ist.

Es sei dieser Zähler = z; so ist, wenn wir für a, b, etc. die p. 553 genannten Werthe einsetzen:

$$z = a^2 x^2 - b\,d\,y^2 - a\,(b - d)\cos\gamma_{,}\ x\,y \quad \text{(III.)}$$

Derselbe muss, wie bereits bemerkt, gleich 0 sein in dem Falle, wo keine Drehung stattfindet, in dem das Verhältniss der Quellungsintensitäten durch die Gleichung II. p. 554 gegeben ist, wovon man sich übrigens durch directes Einsetzen dieser Werthe leicht überzeugen kann.

Bezeichnen wir nun das durch diese Gleichung bestimmte Quellungsverhältniss mit $\frac{X}{Y}$, so erhalten wir:

$$a^2 X^2 - b\,d\,Y^2 - a\,(b - d)\cos\gamma_{,}\ X\,Y = 0$$

Diese Gleichung durch XY dividirt giebt:

$$a^2 \frac{X}{Y} - b\,d\,\frac{Y}{X} - a\,(b - d)\cos\gamma_{,} = 0;$$

ebenso die Gleichung III, dividirt durch xy:

$$a^2 \frac{x}{y} - b\,d\,\frac{y}{x} - a\,(b - d)\cos\gamma_{,} = \frac{z}{x\,y}$$

Subtrahiren wir von dieser Gleichung die vorletzte, so erhalten wir:

$$a^2 \left(\frac{x}{y} - \frac{X}{Y}\right) - a\,b\,d\left(\frac{x}{y} - \frac{Y}{X}\right) = \frac{z}{x\,y}$$

Aus dieser Gleichung folgt nun, dass $\frac{z}{x\,y}$ und somit auch z stets positiv ist, wenn $\frac{x}{y} > \frac{X}{Y}$; denn dann ist:

$$\frac{x}{y} - \frac{X}{Y} > 0$$

$$\frac{y}{x} - \frac{Y}{X} < 0.$$

Ebenso muss z negativ sein, wenn $\frac{x}{y} < \frac{X}{Y}$.

Dies bedeutet: der Cylinder dreht sich nach links, wenn das Verhältniss der Quellungsintensitäten derart ist, dass dieselbe in der linksläufigen Spirale stärker ist, als es dem mit $\frac{X}{Y}$ bezeichneten Verhältnisse entspricht, nach rechts im entgegengesetzten Falle.

Wenn ich nun die bisher gewonnenen Resultate kurz zusammenfassen soll, so könnte dies am einfachsten mit folgenden Worten geschehen:

Sind die Quellungsintensitäten in der Richtung der spiralig verlaufenden Micellarreihen verschieden, so findet unter allen Umständen Drehung statt, wenn der Winkel, den die Micellarreihen mit einander bilden, constant bleibt, und zwar erfolgt diese Drehung nach derjenigen Seite hin, in der die stärkste Quellung stattfindet. Aendert sich aber bei der Quellung der Winkel, den die Micellarreihen mit einander bilden, so entspricht der Grenzfall, in dem keine Drehung stattfindet, nicht mehr der Gleichheit der Quellungsintensitäten, sondern es ist bei Abnahme dieses Winkels die Quellung in der weniger steilen, bei Zunahme desselben in der steileren Spirale stärker; diese Verschiedenheit ist aber um so geringer, je kleiner die Veränderung dieses Winkels ist. Es findet auch in diesem Falle Drehung nach derjenigen Seite statt, in der die Quellungsintensität grösser ist, als es dem Grenzwerthe entsprechen würde.

Zur Veranschaulichung dieser Sätze mögen die Constructionen Fig. 4—6 dienen, bei denen die Buchstabenbezeichnung nach Fig. 1 gewählt ist.

In allen 3 Figuren ist das ursprüngliche Dreieck ABC dasselbe und entspricht den Grössen:

$$a = 20$$
$$b = 30$$
$$c = 40$$
folglich $d = 16$ u. $\gamma = 104^0\,29'$.

Ferner ist bei allen Constructionen y, d. h. der Quellungscoefficient in der Richtung AD constant = 2 angenommen.

In Fig. 5 ist nun der Winkel, den die Micellarreihen einschliessen (γ), constant gelassen und x variabel und zwar:

$x = \frac{3}{2}$, also $\frac{x}{y} = \frac{3}{4}$ in der mit Strichen gezeichneten Construction, $x = 2$, also $\frac{x}{y} = 1$ in der ausgezogenen, $x = \frac{5}{2}$, also $\frac{x}{y} = \frac{5}{4}$ in der abwechselnd mit Punkten und Strichen gezeichneten Construction. Dem entsprechend zeigt die erste Linksdrehung, die zweite gar keine Drehung, die letzte Rechtsdrehung.

In Fig. 4 ist $\gamma_{,}$ variabel und das Quellungsverhältniss $\frac{x}{y}$ nach Gleichung II. p. 554 so bestimmt, dass keine Drehung stattfindet.

Es ist:

$\gamma_{,} = 60^0$ in der gestrichelt ausgeführten Construction, dem entsprechend $\frac{x}{y} = 1{,}3$

$\gamma_{,} = \gamma = 104^0$ in der ausgezogenen Construction, dem entsprechend $\frac{x}{y} = 1$

$\gamma_{,} = 130^0$ in der abwechselnd durch Punkte und Striche gezeichneten Construction, dem entsprechend $\frac{x}{y} = 0{,}89$.

In Fig. 6 ist endlich $\gamma_{,}$ constant $= 75^0$, dem entspricht nach Gleichung II. p. 554 für $\frac{X}{Y}$ der Werth 1,2. Es ist nun x variabel genommen und zwar:

$x = \frac{4}{3}$, also $\frac{x}{y} = 0{,}7$ in der gestrichelt gezeichneten Construction,

$x = 2{,}4$, also $\frac{x}{y} = \frac{X}{Y} = 1{,}2$ in der ausgezogenen Construction,



$x = 3$, also $\frac{x}{y} = 1{,}33$ in der abwechselnd mit Punkten und Strichen gezeichneten Construction.

Daher zeigt die erste Linksdrehung, die zweite keine Drehung, die letzte Rechtsdrehung.

2. Quellung des Cylinders von endlicher Dicke.

Gehen wir nun von der Betrachtung des unendlich dünnen Cylinders zu einem Cylinder über, der eine gewisse Dicke besitzt. Diesen können wir uns offenbar aus lauter unendlich dünnen Cylindern zusammengesetzt denken, und da diese, unabhängig von einander, durch Quellung einen ganz bestimmten Umfang annehmen würden, so ist klar, dass, wenn sie zusammenhängen und einen ganz bestimmten radialen Quellungscoefficienten besitzen, die Quellung im Allgemeinen ohne radiale und longitudinale Spannungen unmöglich ist. Es ist jedoch zunächst leicht einzusehen, dass die longitudinalen Spannungen nur ein Gleiten der Schichten aufeinander zu bewirken streben und auf die Art der Drehung von keinem Einfluss sind.

Anders verhält es sich jedoch mit den radialen Spannungen; ich beschränke mich hier darauf, den Fall zu besprechen, dass der radiale Quellungscoefficient der grösste ist, da dieser Fall einerseits allein in der Natur vorzukommen scheint, andererseits der umgekehrte sich aus diesem leicht ableiten liesse.

Es ist klar, dass in diesem Falle die äusseren Schichten ausgedehnt, die inneren hingegen zusammengedrückt werden, wobei die Länge der äusseren und inneren Schichten, wenn keine Trennung stattgefunden hat, nur unmerklich verschieden sein kann. Es frägt sich also zunächst, wie sich ein unendlich dünner Cylinder unter einem radialen Drucke, der seinen Umfang zu vergrössern strebt, ohne jedoch seine Höhe zu ändern, verhält.

Dieser Druck wird offenbar dann keine Drehung bewirken können, wenn die Elasticitätsverhältnisse in dem Cylinder nach allen Richtungen gleich sind. Es werden einfach die Molecüle in horizontaler Richtung gleich weit auseinandergezogen, bis ihre elastische Spannkraft so gross geworden, dass sie jenem Drucke das Gleichgewicht hält.

Aus dem Dreieck ABC, Fig. 7, wird dann einfach das Dreieck $AB_{,}C_{,}$, wenn z. B. der Umfang doppelt so gross werden soll.

Sind aber die Elasticitätsverhältnisse in den Richtungen der beiden spiralig verlaufenden Micellarreihen-Systeme verschieden — was wohl im Allgemeinen der Fall sein wird — so findet eine Drehung des Cylinders statt in der Richtung der weniger festen Spirale, und zwar ist diese Drehung um so stärker, je grösser der Elasticitäts-Unterschied ist.

Es ist dies an der Hand der Fig. 7 leicht ersichtlich; ist z. B. die Spirale ACD die festere, so wird dieselbe durch den Druck sich relativ weniger ausdehnen, als die Spirale BC, und es wird also der Punkt C nach der Einwirkung des Druckes zwischen C und $C_{,}$ fallen, z. B. nach $C_{,,}$; dann fällt aber auch D nach $D_{,,}$, und die frühere Längslinie BD geht über in die Spirale $B_{,}D_{,,}$.

Ist umgekehrt die Spirale BC fester, so rückt der Punkt C über $C_{,}$ hinaus, z. B. nach $C_{,,,}$, dann fällt D nach der Construction auf die rechte Seite der Linie $B_{,}D_{,}$, also im Cylinder nach $D_{,,,}$, und aus der früheren Längslinie wird eine linksläufige Spirale ($AD_{,,,}$).

Ferner ist aus der Fig. 7 noch leicht ersichtlich, dass nach Einwirkung dieser Kraft die festere Spirale weniger Umläufe um den Cylinder beschreibt als zuvor, während die andere Spirale mehr Umläufe beschreibt. Die Winkel (CAB und CBA), die diese mit der Horizontalen bilden, sind begreiflicher Weise durch den radialen Druck Beide vermindert.

Es ist nun aus Obigem leicht ersichtlich, dass ein radialer Druck, der den Umfang des Cylinders zu vermindern strebt, ganz denselben Effect hervorruft, nur in entgegengesetzter Richtung.

Somit kommen wir also zu dem Satze:

Ein Cylinder wird sich in Folge der radialen Quellung, wenn diese die stärkste ist, in seinen äusseren Schichten nach rechts, in seinen inneren nach links drehen, wenn die linksläufige Spirale die festere ist, und umgekehrt im entgegengesetzten Falle.

3. Anwendung.

Es frägt sich nun, wie z. B. die von Nägeli und Schwendener[1]) beobachtete Thatsache, dass Bastzellen nach Einwirkung von Quellungsmitteln sich nach rechts drehen, wenn die Poren und die ausgesprochensten Streifen einer linksläufigen Spirale entsprechen, auf Grund dieser mathematischen und mechanischen Betrachtungen zu erklären ist.

Es scheint mir diese Drehung eine Folge von 2 in gleichem Sinne wirkenden Ursachen zu sein:

Erstens bewirken die tangentialen Quellungsgrössen bereits eine Drehung; denn es kann doch wohl kaum zweifelhaft erscheinen, dass die Quellungsintensität parallel den beiden Micellarreihen-Systemen verschieden stark ist.

Ferner erscheint es aber auch sehr wahrscheinlich, dass ebenso, wie die Quellung senkrecht zur radialen Richtung, in der die Verschiedenheit des Wassergehaltes in der sogenannten Schichtung stets am ausgesprochensten ist, die grösste ist, so auch von den tangentialen Quellungsintensitäten diejenige senkrecht zur Richtung der am deutlichsten hervortretenden Streifung die stärkere ist, also die in der Richtung der ausgesprochensten Streifen die schwächere. Es bewirkt aber nach p. 557 eine schwächere Quellung in der linksläufigen Spirale eine Drehung nach rechts, wenn der Winkel, den die Micellarreihen mit einander bilden, sich nicht bedeutend durch die Quellung ändert, was wohl nicht anzunehmen ist.

Zweitens ist aber auch wohl die Annahme begründet, dass die Richtung der am besten hervortretenden Streifungen die festere ist. Ich glaube dies einerseits daraus schliessen zu dürfen, dass diese Richtung die am wenigsten quellbare ist und doch die Quellung die Festigkeit nothwendigerweise vermindern muss[2]); andererseits scheint mir aber auch die Richtung der Poren, die stets mit jener Richtung übereinstimmt, darauf hinzudeuten; denn es dürfte kaum vereinbar sein mit der sonst so ausgesprochenen Zweckmässigkeit in der organischen Welt, dass bei specifisch mechanisch wirksamen

1) Mikroskop, 2. Aufl. p. 416 und Sitzungsber. d. K. b. Akad. d. Wiss. in München, p. 124.

2) cfr. Nägeli und Schwendener, Mikroskop p. 426.

Zellen gerade senkrecht zu der Richtung, wo die Festigkeit der Zelle am grössten ist, sich Unterbrechungen der Membran finden sollten. Giebt man dies zu, so ist klar, dass nach p. 560 die radiale Quellung noch zur Verstärkung der Rechtsdrehung beitragen muss. Dasselbe, was von den Bastzellen gilt, scheint mir nun auch auf die äusseren mechanischen Zellen aus dem Säulchen der Gramineen-Grannen anwendbar zu sein; denn wenn es auch weder Fr. Darwin noch sonst Jemand gelungen, an diesen Zellen deutliche Streifungen zu erkennen, so lassen doch die in linksläufigen Spiralen angeordneten Poren und das Verhalten der Zellmembranen gegen das polarisirte Licht über die spiralige Anordnung der Micellen nicht den geringsten Zweifel.

III. Torsion der Papilionaceenhülsen.

Es ist eine schon seit lange bekannte Thatsache, dass die Hülsen der meisten Papilionaceen zur Reifezeit beim Austrocknen sich schraubenförmig aufdrehen. Aber erst vor Kurzem haben Hildebrand[1]) und Steinbrink[2]), fast gleichzeitig und vollständig unabhängig von einander, eine mechanische Erklärung dieser hygroscopischen Erscheinung zu geben versucht.

Ich bespreche zunächst die wesentlichsten Punkte der Hildebrand'schen Untersuchungen, die sich auf Lupinus luteus erstreckten. Die Hülsenklappen dieser Pflanze bestehen nach seinen Angaben, von innen aus gerechnet, aus folgenden Elementen:

1. „einer Schicht von polyedrischen dünnwandigen Zellen, die „für den Mechanismus von keiner Bedeutung zu sein „scheinen;
2. „einer mehrreihigen Schicht von starkentwickelten, prosen-„chymatischen Zellen, deren Längsrichtung derart ist, dass

1) Pringsh. Jahrb. IX. p. 248 ff.

2) Untersuch. über die anat. Ursachen des Aufspringens der Früchte. Inaug. Diss Bonn 1873 p. 11 ff. und Bot. Ztg. 1878 p. 577.



„sie von dem hinteren Theile der Rückennath aus nach „dem vorderen Theile der Bauchnath verlaufen.

3. „einer aus vielen Lagen bestehenden Schicht von dünnwan-„digen parenchymatischen Zellen, die von anastomosirenden „Gefässbündeln durchzogen ist."

Ferner sagt der genannte Autor:

„Die dickwandigen Zellen zeigen beim Austrocknen ein „starkes Bestreben, sich zusammenzuziehen, dessen Erfolg „aber nicht der ist, dass die ganzen Hülsenklappen sich von „oben nach unten uhrfederartig einrollen, vielmehr findet „eine schraubige Aufdrehung statt, welche in dem schiefge-„stellten Verlauf der dickwandigen Zellen ihren Grund hat."

Wie Hildebrand sich diese Contraction vorstellt, darüber lässt er uns leider vollkommen im Unklaren. An einen Gegensatz zwischen der Hartschicht und dem äusseren Parenchym denkt er offenbar nicht; denn er sagt selbst im weiteren Verlauf der Abhandlung:

„Nach Entfernung der Parenchymschicht rollt sich die Klappe „gerade so zusammen, wie im unverletzten Zustande."

Ferner:

„Die innen liegende verdicktzellige Schicht ist der Sitz des „ganzen Mechanismus."

In der That scheint mir jener Beweis, dass der Sitz der Drehung in der Hartschicht zu suchen sei, der wichtigste Schritt zu sein, den Hildebrand in der Erkenntniss dieses Mechanismus gemacht hat; eine weitergehende mechanische Erklärung ist mir nicht gelungen, bei ihm aufzufinden.

Ganz abweichend hiervon ist die Erklärung, die Steinbrink gegeben hat. Dieselbe fasst der Autor selbst in die Worte zusammen [1]):

„Die Schraubenkrümmung beruht darauf, dass die Hart-„fasern in der Quere im Verhältniss zu den Aussen-„schichten sich stärker contrahiren als in der Länge."

Vom mechanischen Standpunkte lässt sich gegen diese Erklärung nichts einwenden, und es stimmen auch die von Steinbrink angeführten Experimente mit derselben vollkommen überein. Nur

1) Dissertat. p. 17.

eine Prüfung seiner Theorie vermisst man gänzlich an seinen Angaben, nämlich die, wie sich nach Abtrennung der äusseren Schichten die Hartschicht verhält. Finden an dieser dann noch dieselben Torsionen statt, wie dies Hildebrand für Lupinus behauptet, so fällt natürlich damit seine ganze Theorie. Da ich bis jetzt nur 2 Arten genau zu untersuchen Gelegenheit hatte, die er gerade nicht untersuchte, kann ich natürlich über die Steinbrink'sche Theorie kein endgiltiges Urtheil fällen; doch scheint mir die Richtigkeit derselben auch in den von ihm untersuchten Fällen zweifelhaft. Auch bei der späteren Vertheidigung seiner Theorie[1]) berührt Steinbrink diesen Punkt nicht.

Ich gehe nun zu meinen Untersuchungen über, dieselben wurden an Orobus vernus und Caragana arborescens angestellt. Ich beginne mit der ersteren.

Orobus vernus.

Die Hülsen von Orobus vernus zeigen den für die Papilionaceen charakteristischen Bau (cfr. Fig. 15—19). Sie besitzen eine sehr dickwandige äussere Epidermis, deren Zellen senkrecht zum Verlauf der Hartfasern etwas gestreckt sind (cfr. Fig. 15c, 16 u. 17). An diese legt sich dünnwandiges Parenchym (cfr. Fig. 15p) an, in dem, unter einander netzartig anastomosirend, die Gefässbündel verlaufen. Hieran schliesst sich dann die sogenannte Hartschicht an (Fig. 15s), deren Zellen, wie gewöhnlich, schief zur Längsaxe der Hülsen verlaufen. Ausserdem werden noch die Ränder einer jeden Hülsenklappe von je einem Gefässbündel umzogen, das auf seiner Aussenseite einen ziemlich starken Beleg von mechanischen Zellen besitzt.

Ich versuchte nun zunächst über die Wirkungsweise der zuletzt erwähnten Gefässbündel ins Klare zu kommen, von denen Hildebrand bei Lupinus sagt, dass „nach Entfernung derselben die Umrollung eine andere wird“, ohne jedoch diese Aenderung näher zu charakterisiren.

Ich erreichte dies einfach dadurch, dass ich die Gefässbündel von den Klappen lostrennte und dann das Spiel des Mechanismus

1) Bot. Ztg. 1878 p. 577 ff.



beobachtete. Ich kam so zu dem Resultate, dass durch ein solches Verfahren eine qualitative Aenderung in der Drehung nicht hervorgerufen wird, d. h. dass die Axe der Umdrehung dieselbe bleibt, dass dagegen die Stärke der Umdrehung dadurch etwas vermehrt wird. Hieraus ergiebt sich also, dass die beiden Gefässbündel des Randes nur hindernd auf den Mechanismus einwirken, jedoch wegen ihrer Schwäche im Verhältniss zu der ganzen Wand der Klappe nicht viel auszurichten vermögen.

Nachdem dies constatirt, kam es also darauf an, die Klappenwandungen zu prüfen. Hier stellte es sich nun heraus, dass die Drehungsaxe der Klappen allerdings, wie dies Hildebrand und Steinbrink angeben, dem Verlauf der Hartschichtzellen parallel st. Dies sieht man am einfachsten, wenn man mit Farbe oder Dinte auf der Klappe einen Strich parallel der Drehungsaxe zieht und dann durch einen Tangentialschnitt die äusseren Partien der Klappe abtrennt und unter dem Mikroskope beobachtet. Ebenso zeigte sich auch, dass Schnitte, die senkrecht zur Hartschicht geführt waren, sich beim Austrocknen in einer Ebene krümmen. Als ich hingegen die Epidermis und das gesammte dünnwandige Parenchym von der Hartschicht abgetrennt hatte, zeigte dieselbe noch eine Torsion in derselben Weise wie zuvor, nur in etwas schwächerem Grade. Hieraus folgt, dass die Torsionsursache in der Hartschicht ihren Sitz hat und dass die Zellen der äusseren Epidermis nur verstärkend auf den Mechanismus einwirken. Uebrigens ist diese Verstärkung nur gering.

Somit musste also vor Allem die Hartschicht einer genaueren Untersuchung unterzogen werden. Bevor ich jedoch auf diese eingehe, sei es mir gestattet, noch die Resultate einiger Messungen hier zu erwähnen, die ich an einem Schnitte, der senkrecht zur Längsrichtung der Hartschicht geführt war, anstellte. Ein solcher Schnitt krümmt sich beim Austrocknen, wie bereits bemerkt, und zwar bildet hier die Epidermis die convexe Seite. Ich mass nun vor und nach dem Austrocknen die Länge des Schnittes[1]) und fand so, dass sich die innerste Schicht der Hartfasern beim Austrocknen um

1) Es geschah dies an Zeichnungen des Schnittes, die bei schwacher Vergrösserung mit der Camera lucida aufgenommen waren.

mindestens 15 pCt. zusammenzieht, während die äussere Epidermis um mindestens 3 pCt. ausgedehnt wird. Es ist diese Ausdehnung natürlich eine passive, was sich übrigens auch daraus ergiebt, dass die Epidermis, losgetrennt, sich beim Austrocknen, allerdings nur sehr schwach, contrahirte, jedenfalls unter 2 pCt.

Die Hartschicht hingegen krümmte sich, befreit von der Epidermis, in derselben Weise, wie zuvor der ganze Schnitt, und es ergaben hier die Messungen, dass die an das äussere Parenchym grenzende Lage der Hartschicht sich unmerklich contrahirte, die innere dagegen wieder um mindestens 15 pCt.

Nach diesen Messungen ist klar, dass die inneren Zellen der Hartschicht sich in radialer Richtung mehr contrahiren als die äusseren, und zwar ist der Unterschied ein so bedeutender, dass es wahrscheinlich schien, dass diese Zellen auch anatomisch unterscheidbar sein würden. Chemische Reagentien, wie Phloroglucin und Jod, gaben mir keine Anhaltspunkte, da sie alle eine gleichmässige Färbung der Hartschicht hervorrufen und sämmtliche Zellen derselben als sogenannte verholzte Zellen charakterisiren. Bei genauerer anatomischer Untersuchung derselben fand ich jedoch, dass, während die äusseren Zellen sehr dickwandig und auf den Tangentialwänden mit feinen Porenkanälen, die sich oft baumartig verzweigen (cfr. Fig. 19), wie übersät sind, also den sclerenchymatischen Steinzellen sehr nahe zu stehen scheinen, die inneren trotz ihrer geringen Wanddicke den Charakter echt mechanischer Zellen besitzen. Diese haben nämlich normale schiefgestellte Poren und auch in viel geringerer Anzahl; an der innersten Schicht zeigen sich ausserdem noch stark verdickte Querwände, die vielleicht zu der Quercontraction in Beziehung stehen.

Es zeigt sich also, dass die verschieden starke Quellbarkeit auch mit anatomischen Differenzen Hand in Hand geht.

Ausserdem findet sich aber noch an der Klappe eine Einrichtung, die mir dazu zu dienen scheint, die Torsion derselben zu erleichtern: diese besteht darin, dass die Klappen, die, so lange sie noch zusammenhängen und die Samen einschliessen, natürlich gewölbt sind, sich gerade biegen. Dies wird besonders dadurch hervorgebracht, dass die äussere Epidermis wieder in radialer Richtung



sich mehr zusammenzieht, als die Hartschicht in ihrer Längsrichtung, wovon man sich am besten an Schnitten, die parallel den Hartfasern geführt sind, überzeugen kann; diese krümmen sich, allerdings schwach, wenn die Epidermis sich nicht losgelöst hat, und zwar bildet die letztere umgekehrt, wie in dem früher betrachteten Falle, hier die concave Seite.

Schliesslich sei noch ausdrücklich bemerkt, dass der Gedanke an ein actives Torsionsbestreben einzelner Zellen der Hartschicht als Ursache der Torsion hier ganz ausgeschlossen ist, da einerseits von den beiden Klappen einer Hülse sich stets die eine nach rechts und die andere nach links dreht (was bei ihrem symmetrischen Bau ganz erklärlich), andererseits aber auch Schnitte, die parallel der Hartschicht geführt sind, keine Drehung zeigen, was doch jedenfalls der Fall sein müsste.

Caragana arborescens.

Die Hülsen von Caragana arborescens sind nur in einem Punkte von denen von Orobus vernus verschieden: sie besitzen nämlich keine so stark ausgebildete Aussenepidermis, zum Ersatz dafür liegen aber noch 3 Schichten von collenchymatisch verdickten Zellen unter derselben (cfr. Fig. 20 u. 21). Diese Zellen sind ebenso wie die Epidermiszellen etwas gestreckt in der Richtung senkrecht zur Hartschicht.

Der Torsionsmechanismus ist ganz der nämliche wie bei Orobus, und es wirken auch hier die Epidermis und die darunter liegenden Zellen nur verstärkend auf den Mechanismus ein.

IV. Krümmung und Torsion der Geraniaceen-Grannen.

Auch der Mechanismus, der das Fortschleudern der Geraniaceen-Früchte bewirkt, ist bereits von Hildebrand[1]) und Steinbrink[2]) beschrieben worden. Da jedoch das Unzureichende der Erklärung

1) Pringsh. Jahrb. IX. p. 265 seq.
2) Bot. Ztg. 1878 p. 580 seq.

des ersteren von Steinbrink[1]), wie mir scheint, zur Genüge dargethan ist, so ist es wohl überflüssig, auf dieselbe näher einzugehen. Ueber die Steinbrink'schen Erklärungen ziehe ich es ferner vor, bei Besprechung der drei von mir untersuchten Arten getrennt zu referiren. Ich beginne mit

Geranium sanguineum.

Bei dieser Pflanze krümmen sich bekanntlich die Theilfruchtschwänze, die ich, Steinbrink's Terminologie folgend, ebenfalls als Grannen bezeichnen will, in einer Ebene und bewirken dadurch das Fortschleudern der Samen. Die übrigen hierbei zu beobachtenden nützlichen Anpassungen sind ebenfalls von Steinbrink (l. c. p. 581) ausführlich beschrieben. Die Granne besteht nun, wie auch Hildebrand bereits angegeben, zum grössten Theil aus mechanischen Zellen (cfr. Fig. 22 u. 24) und ist nur auf der Aussenseite, die nach der Krümmung die concave Seite bildet, von 2 Schichten dünnwandigen Parenchyms umgeben (Fig. 22 p). Ausserdem findet sich in der Mitte der Aussenseite, wo das Stereom etwas zurücktritt, ein schwach gebautes Gefässbündel (Fig. 22 g).

Wie nun bereits Steinbrink (l. c.) nachgewiesen, lässt sich durch Abschaben der Epidermis und des darunter gelegenen Parenchyms, wodurch keine merkliche Aenderung im Spiel des Mechanismus erfolgt, leicht nachweisen, dass der Sitz der Krümmung lediglich im Stereom zu suchen ist, dass in diesem sich die äusseren Zellen in longitudinaler Richtung stärker contrahiren müssen als die inneren.

Zur Erklärung dieser Erscheinung führt der genannte Autor Folgendes an:

„Die innersten Fasern, die sich meist schon durch ihre gelbliche Färbung auszeichnen, sind schmäler und weniger verdickt, zeigen bei Anwendung von Quellungsmitteln ihre geringe Quellungsfähigkeit und offenbaren ihre verschiedene chemische oder moleculare Constitution auch durch grössere Widerstandsfähigkeit gegen Macerationsmittel, wie Salpetersäure, Schulze'sche Flüssigkeit und Kalilauge."

1) l. c. p. 595 seq.



Ueber den Verlauf der Poren bei diesen Zellen sagt er nur: „Die Fasern haben ebenfalls parallel gestellte schiefe Poren.“ (l. c. p. 587 Anm.)

Hierauf muss ich jedoch auf Grund meiner Untersuchungen entgegnen, dass gerade in der Richtung und Gestalt der Poren ein sehr charakteristischer Unterschied zwischen den inneren und äusseren Zellen besteht. Während nämlich die letzteren (Fig. 26 q) kleine ovale, transversal gestellte Poren besitzen (Fig. 23 a), sind die der inneren spaltenförmig (Fig. 23 b u. c) und verlaufen entweder genau longitudinal oder in steilen rechtsschiefen Spiralen. Dies scheint mir besonders deshalb von besonderem Interesse zu sein, weil die Zellen mit den transversal gestellten Poren, die nach der Krümmung auf der concaven Seite liegen, sich in der Längsrichtung stärker contrahiren müssen, als die mit longitudinal gestellten; es würde dies also einen neuen Beleg dafür liefern, dass zwischen Quellung und Richtung der Poren eine derartige Beziehung besteht, dass die erstere in der Richtung senkrecht zum Verlauf der Poren stärker ist, als in der Richtung der Poren selbst. Doch muss ich hier bemerken, dass es mir nicht gelungen ist, einen überzeugenden experimentellen Beweis dafür zu finden, dass die longitudinale Quellungsintensität aller Zellen mit querverlaufenden Poren nahezu dieselbe ist. Doch vermochte ich mit aller Sicherheit zu constatiren, dass die inneren sich beim Austrocknen nur unmerklich contrahiren; auch krümmten sich Stücke, die nur diese Zellen enthielten, nie. Hingegen trat die Krümmung stets ein bei Schnitten, die beide Zellformen enthielten und war dieselbe bei solchen, die ungefähr aus der Mitte genommen waren, meist stärker als am ganzen Organ. Trotzdem schien es mir jedoch, als ob sich auch Schnitte, die nur die äusseren Zellen enthielten, krümmen könnten, doch waren diese Krümmungen stets sehr schwach, so dass ich dennoch glaube, dass die angedeutete anatomische Differenz mit jener Verschiedenheit in der Stärke der Quellung in Zusammenhang gebracht werden muss.

Geranium striatum.

Bei Geranium striatum ist die Granne ebenso gestaltet, wie bei G. sanguineum, nur tritt hier die Differenz in der Färbung der Zell-

membran (cfr. Fig. 24) der beiden Schichten des Stereoms ganz besonders schön hervor. Es sind hier nämlich die Zellen mit longitudinal oder spiralig gestellten Poren tiefbraun gefärbt (Fig. 24 l), während die anderen bedeutend heller sind, fast rein gelb.

Erodium gruinum und Erodium cicutarium.

Die Grannen von Erodium gruinum und E. cicutarium, die unter sich keine wesentlichen Abweichungen zeigen, unterscheiden sich bekanntlich dadurch von denen der soeben betrachteten Gattung, dass bei ihnen durch das Austrocknen eine schraubenförmige Drehung des unteren Theiles hervorgebracht wird, und zwar erfolgt diese Drehung constant nach links. Doch darin stimmen, wie leicht zu constatiren ist und auch schon von Steinbrink (l. c. p. 595) nachgewiesen wurde, beide Gattungen überein, dass allein im Stereom der Sitz des Mechanismus zu suchen ist, und dass auch hier das dünnwandige Parenchym auf der Aussenseite des Stereoms nebst dem darin verlaufenden Gefässbündel sich rein passiv verhält.

Als Grund der Drehung giebt nun Steinbrink (l. c.) ein Torsionsbestreben der mittleren Zellen des Stereoms an. Er sagt von diesen: „dass sie bei Anwendung verdünnter Macerations-Flüssigkeit sich ziemlich leicht von den inneren trennen lassen und dann oft schon ohne Anwendung weiterer Quellungsmittel eine Vertiefung in Form einer linksläufigen Spirale zeigen, welche in einem Winkel von etwa 45—50° zur Axe geneigt ist.“ Ihre Poren sind nach ihm auf der einen tangentialen Wand parallel dieser Spirale gestellt, auf der entgegengesetzten hingegen „vielleicht entsprechend der nicht hervortretenden zweiten Spirale nahezu horinzontal gelegt.“ Ferner sagt er über dieselben: „Unterwirft man nun solche einzelne Fasern einer heftigen Austrocknung, etwa über heissem Sande, so zeigen sie ausnahmslos eine bis fünf Windungen nach Art eines Korkziehers, die unter demselben Winkel wie die Windungen der ganzen Granne gegen die Axe geneigt und ebenso linksläufig sind“. Die innersten Zellen sollen hingegen ringförmige Streifen und dem entsprechend angeordnete Poren besitzen.

Hierzu muss ich jedoch bemerken, dass es mir leider nicht gelungen ist, die an den mittleren Zellen beschriebenen spiraligen

Vertiefungen selbst zu beobachten; auch scheint es mir, dass die innersten Zellen des Stereoms Poren besitzen, die in Spiralen angeordnet sind, und ich glaube, den Mangel eines Torsionsbestrebens derselben dem Umstande zuschreiben zu müssen, dass sie überhaupt wenig quellungsfähig sind. Dass sie bei dem Mechanismus übrigens jedenfalls nicht wirksam sind, geht ganz unzweifelhaft daraus hervor, dass nach Abschabung derselben der übrig bleibende Theil der Granne beim Austrocknen noch ganz dieselben Drehungen zeigt, wie zuvor die ganze Granne.

Ferner scheinen mir die äussersten dickwandigen Zellen nur durch starke Contraction mitzuwirken; ich vermochte wenigstens nicht, irgend welche Drehungen an ihnen zu constatiren. Ihre active Contraction ist hingegen eine ganz bedeutende: nach Messungen, die ich sowohl an der ganzen Granne als auch an radialen Längsschnitten in der oben beschriebenen Weise ausgeführt habe, betrug dieselbe in den meisten Fällen über 20 pCt. der ursprünglichen Länge.

Pelargonium tomentosum und Pelargonium elongatum.

Die Grannen der Pelargonium-Arten zeigen bekanntlich ganz dieselbe Aufdrehung beim Austrocknen wie die soeben betrachteten, doch weichen dieselben in ihrer Anatomie ganz wesentlich von diesen ab und besitzen auch in Folge dessen einen ganz anderen Mechanismus zur Erreichung dieser Torsionen.

Da sich Steinbrink bezüglich dieser Art mit den Worten begnügt: „In einem ähnlichen Verhalten der Fasern ist wahrscheinlich die Ursache der Drehung der Pelargonium-Grannen zu suchen.“ (l. c. p. 597 u. 8), dürften folgende genauere Daten nicht ohne Interesse sein.

Um zunächst mit der Anatomie der Grannen zu beginnen, so besteht das Charakteristische derselben in der eigenartigen Ausbildung der äusseren Epidermiszellen (cfr. Fig. 25 c, 27 u. 28); diese nehmen nämlich fast die Hälfte des ganzen Querschnitts ein und sind dabei fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt und zwar in der Weise excentrisch, dass die Verdickung fast ausschliesslich auf die äusseren und die radialen Wände beschränkt ist (cfr. Fig. 25 e); im Uebrigen sind diese Zellen parenchymatisch

(cfr. Fig. 25 u. 27) und haben nach der Innenseite zu kleine horizontal gestellte Poren (cfr. Fig. 28). An die Epidermis schliesst sich dann dünnwandiges Parenchym an, in dem auch ein Gefässbündel verläuft und an diese grenzen dann wieder dickwandige Zellen (cfr. Fig. 25 s), die echt prosenchymatisch sind und grosse spaltenförmige Poren besitzen, die in linksschiefen Spiralen stehen (cfr. Fig. 26).

Auf Grund dieser Thatsachen schien es mir nun sehr wahrscheinlich, dass die äusseren Epidermiszellen, die ein sehr stark quellbares Aussehen haben, durch Contraction die Krümmung in dem Mechanismus bewirkten, dass aber die mechanischen Zellen, deren Micellarreihen spiralig verlaufen, die Drehung veranlassten; wenigstens schien mir die Constanz der Drehung nicht anders erklärlich.

Es gelang mir auch in der That nach mehreren vergeblichen Versuchen, durch ein sehr einfaches Experiment die Richtigkeit dieser Annahme zu beweisen: dies Experiment bestand einfach darin, dass ich die äussere Epidermis von der Granne abtrennte — was, wenn dieselbe feucht ist, sehr leicht möglich — und dann das Verhalten des übrig bleibenden Theiles beobachtete. Hier zeigte sich nun, dass die Drehung keineswegs verschwindet, sondern auch constant nach links erfolgt. Fig. 30 veranschaulicht dieses Experiment, a und b stellen beide dasselbe Stück im ausgetrockneten Zustande dar und zwar a vor der Abtrennung der Epidermis, b nach Abtrennung derselben. Natürlich hatte ich mich bei stärkerer Vergrösserung vollkommen davon überzeugt, dass mit Ausnahme des untersten Theiles (bei x), der ja auch noch stark gekrümmt ist, die letzten Reste der Epidermis entfernt waren; auch wurde der Umstand, dass die Zellen durch diese Operation nicht verletzt waren, dadurch ausser Zweifel gestellt, dass sich durch abwechselndes Anfeuchten und Austrocknen die Drehung verschwinden machen und wieder hervorrufen liess. Somit war also ein eigenes Torsionsbestreben der mechanischen Zellen constatirt und zugleich, dass der Hauptsitz der Krümmung in den Epidermiszellen zu suchen sei. Uebrigens spricht für Ersteres auch der Umstand, dass diese Grannen, in Salpetersäure gekocht, sich stark nach rechts drehen.

Im Anschluss hieran sei es mir noch gestattet, an dieser Stelle eine interessante Erscheinung zu erwähnen, die bei Gelegenheit dieser Untersuchungen an den Fruchtknotenwänden der Erodium- und Pelargonium-Arten aufgefunden wurde. Dieselbe steht mit der von Hanstein[1]) zuerst erwähnten Fähigkeit dieser Samen, sich selbst in die Erde einzubohren, im Zusammenhang.

Es finden sich nämlich an der Fruchtknotenwandung, wie schon mehrfach in der Literatur erwähnt, steife Haare, die das Zurückziehen der bereits theilweise eingebohrten Samen beim Austrocknen verhindern.

Weniger bekannt dürfte es jedoch sein, dass sich bei den untersuchten Erodium-Species unterhalb dieser Haare eine wulstartige, halbmondförmige Erhebung der Epidermis befindet (cfr. Fig. 31 u. 32), die offenbar den Zweck hat, das Abwärtsbiegen dieser Haare zu verhindern und ihnen nur nach oben hin einen freien Spielraum zu lassen. Zur Erleichterung des Aufwärtsbiegens der Haare scheint ferner die starke Verengung derselben nahe dem Grunde zu dienen, die offenbar die Biegungsfestigkeit an dieser Stelle vermindert.

Bei den untersuchten Pelargonium-Arten sind diese Haare hingegen steif nach aufwärts gerichtet und besitzen eine sehr charakterische Form, ganz den druckfesten Constructionen entsprechend, wie sie in der Technik vielfach Verwendung finden (cfr. Fig. 29).

V. Fortschleudern der Oxalis-Samen.

Oxalis stricta.

Ueber den Mechanismus, welcher das bekannte Fortschleudern der reifen Oxalis-Samen bewirkt, liegen, so viel mir bekannt, genauere Untersuchungen nur von Hildebrand[2]) vor. Seine An-

---

1) Sitzungsber. der niederrhein. Ges. 1868.

2) Pringsh. Jahrb. IX. p. 237 ff.

gaben über diesen Schleudermechanismus lassen sich kurz in folgende Worte zusammenfassen:

Die Samen der Oxalis-Arten sind von einer durchsichtigen Aussenschicht umgeben, die aus 4—5 Lagen besteht; von diesen befinden sich die innersten Zellen zur Reifezeit in stark turgescentem Zustande, die äusseren hingegen sind weniger turgescent. Durch diese Differenz wird nun schliesslich das Platzen der Aussenschicht hervorgebracht, worauf die Zellen, die früher auf der Innenseite gelegen hatten, die convexe Seite bilden und zwar „findet diese Zurückrollung mit unglaublicher Kraft und Schnelligkeit statt, wodurch der innere Theil des Samens weit weggeschleudert wird."

Soll nun diese Erklärung richtig sein, so ist klar, dass, wenn man solche Samen mit Mitteln behandelt, die die Turgescenz aufheben, dies elastische Aufspringen nicht mehr erfolgen kann. Ich fand nun aber, dass nach mehrstündigem Liegen in 10procentiger Salzlösung, die doch nach H. de Vries[1]) die Turgescenz vollkommen aufhebt, das Fortschleudern der Samen noch in derselben Weise erfolgt. Ferner beobachtete ich, dass an Schnitten von Samen, die Tage lang in Spiritus gelegen hatten, auf Zusatz von Wasser sich die Aussenschicht stets vom Samen abbiegt und es wurde diese Krümmung durch Salzsäure noch verstärkt.

Diese Experimente beweisen zur Genüge, dass an den Turgor allein als die Triebfeder des Mechanismus nicht zu denken ist; sie liessen mir aber auch keine andere Annahme übrig, als in der Quellung der Membran mindestens den hauptsächlichsten Grund dieser Erscheinung zu suchen. Und in der That erwiesen sich auch diese Zellen als stark quellbar.

Den Widerstand gegen die Ausdehnung der Zellen der Aussenschicht glaube ich nicht in den äusseren Zellen, die sich nur durch etwas grössere Gestalt von den inneren unterscheiden, sondern in der äussersten Membran gefunden zu haben. Dieselbe besitzt eine ziemliche Dicke (cfr. Fig. 33) und verhält sich auch gegen chemische Reagentien anders als die übrigen Membranen der Aussenschicht.

1) Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. 1877.



Zusammenfassung.

Schliesslich sei es mir nun noch gestattet, die hauptsächlichsten der in dieser Arbeit gewonnenen Resultate kurz zusammenzufassen.

I. Die hygroscopische Torsion der Gramineen-Grannen wird bewirkt durch das Torsionsbestreben der äusseren Zellen des Stereoms und durch die starke Contraction der inneren Zellen desselben, die vielleicht dadurch, dass sie sich bei der Quellung schief richten, mit wirksam sind. Die ersteren Zellen haben spiralig verlaufende Micellarreihen, die letzteren schiefe Micellarringe.

II. Das Torsionsbestreben einer einzelnen spiralig-gestreiften Zelle wird hervorgerufen durch ungleiche Quellungsintensität und ungleiche Festigkeit in der Richtung der beiden Micellarreihen-Systeme.

1. Die Quellung eines unendlich dünn gedachten Cylinders bewirkt im Allgemeinen eine Drehung in der Richtung, in der die stärkste Quellung stattfindet.

2. Die radiale Quellung eines nicht unendlich dünnen Cylinders bewirkt, wenn sie die stärkste ist, in den äusseren Schichten desselben eine Drehung in der Richtung der geringeren Festigkeit, in den inneren eine solche in entgegengesetzter Richtung.

3. Die Thatsache, dass eine Zelle, deren ausgesprochenste Streifungen und Poren in linksschiefen Spiralen angeordnet sind, sich bei der Quellung nach rechts, beim Austrocknen nach links dreht, ist demnach höchst wahrscheinlich so zu erklären, dass einerseits die Quellung senkrecht zu diesen Streifungen und zur Richtung der Poren die stärkere und anderseits die Festigkeit in der Richtung der Micellarstreifen und Poren die grössere ist.

III. Die Ursache der Torsion der Hülsen von Orobus und Caragana hat ihren Sitz in der Hartschicht, und zwar wird sie in dieser durch ungleiche Quercontraction hervorgerufen, die auch durch anatomische Verschiedenheiten angedeutet ist. Die äussere Epidermis (und deren anatomische Verstärkung bei Caragana) wirkt nur verstärkend, die Gefässbündel des Randes nebst ihrem mechanischen Belege nur schwächend auf den Mechanismus ein.

IV. Die Krümmung der Grannen von Geranium wird durch ungleiche Contraction der mechanischen Zellen derselben in der

Längsrichtung hervorgerufen, die auch in Gestalt und Richtung ihrer Poren Verschiedenheiten zeigen.

Bei dem Mechanismus der Grannen der Pelargonium-Arten bewirkt die äussere stark entwickelte Epidermis durch starke Contraction die Krümmung, die durch das Torsionsbestreben der inneren mechanischen Zellen schraubenförmig wird.

V. Das Fortschleudern der Oxalis-Samen wird nicht durch den Turgor, sondern durch starke Quellung der Membranen der bekannten durchsichtigen Aussenschicht bewirkt.

Figuren-Erklärung.

(Die Erklärung der Tafel XXXIV. ist im Texte enthalten.)

Fig. 8—11. Avena sterilis, Säulchen der Granne.

Fig. 8. Halber Querschnitt, nur das Stereom gezeichnet. — p Chlorphyllführendes Parenchym, g Gefässbündel.

Fig. 9. Theil einer in Kali isolirten Zelle aus den äusseren Schichten des Stereoms. — l das excentrische, gewundene Lumen.

Fig. 10. Theil einer Zelle aus den äusseren Schichten des Stereoms, die Poren der zugekehrten Membran dunkel, die der abgekehrten hell angegeben.

Fig. 11. Theil einer Zelle aus der Mitte des Stereoms.

Fig. 12, 13, 14. Stipa pennata, Säulchen der Granne.

Fig. 12. Theil einer Zelle aus der Mitte des Stereoms.

Fig. 13 a u. b. Zellen aus der Mitte des Säulchens; durch Drehen des Objektes zwischen 2 Deckgläsern, von beiden Seiten gesehen. — l Luftblase.

Fig. 14. Halber Querschnitt.

Fig. 15—19. Orobus vernus, Hülsenklappen.

Fig. 15. Schnitt senkrecht zur Hartschicht. — e äussere Epidermis, p Parenchym, s Hartschicht.

Fig. 16. Aeussere Epidermis von aussen gesehen.

Fig. 17. Dasselbe im Querschnitt.

Fig. 18. Theil einer der äussersten Zellen der Hartschicht in tangentialer Ansicht.

Fig. 19. Dasselbe in radialer Ansicht.

Fig. 20 und 21. Caragana arborescens, Hülsenklappen.

Fig. 20. Tangentinler Längsschnitt durch die unter der äusseren Epidermis gelegenen Zellen.

Fig. 21. Querschnitt durch die Epidermis und die darunter liegenden Zellen.

Fig. 22 und 23. Geranium sanguineum.

Fig. 22. Querschnitt durch den Fruchtschnabel. — p Parenchym, g Gefässbündel, s Stereom.

Fig. 23. Theile von Zellen aus dem Stereom der Granne, a aus den äusseren, b und c aus den inneren Schichten.

Fig. 24. Geranium striatum, Granne.

Fig. 24. Theil eines Querschnittes in Fig. 24 durch x angedeutet. — e äussere Epidermis, q Zellen des Stereoms mit quergestellten, l mit longitudinal oder rechts schief gestellten Poren.

Fig. 25 u. 26. Pelargonium tomentorum, Granne.

Fig. 25. Theil eines Querschnittes. — e äussere Epidermis, s Stereom.

Fig. 26. Theil einer Zelle aus dem Stereom.

Fig. 27—30. Pelargonium elongatum.

Fig. 27. Aeussere Epidermis von aussen gesehen.

Fig. 28. Theil einer Zelle der äusseren Epidermis von innen gesehen.

Fig. 29. Haar von der Fruchtknotenwandung.

Fig. 30. Ausgetrocknete Granne. — a mit der äusseren Epidermis, b nach Abschabung derselben.

Fig. 31 u. 32. Erodium gruinum, Ansatzstelle der Haare der Fruchtknotenwandung.

Fig. 31 in der Tangentialansicht.

Fig. 32 im Längsschnitt.

Fig. 33. Oxalis stricta.

Fig. 33. Querschnitt durch die Aussenschicht.

Druck von G. Bernstein in Berlin.



Fig. 1a.

Fig. 1b.

Fig. 1c.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

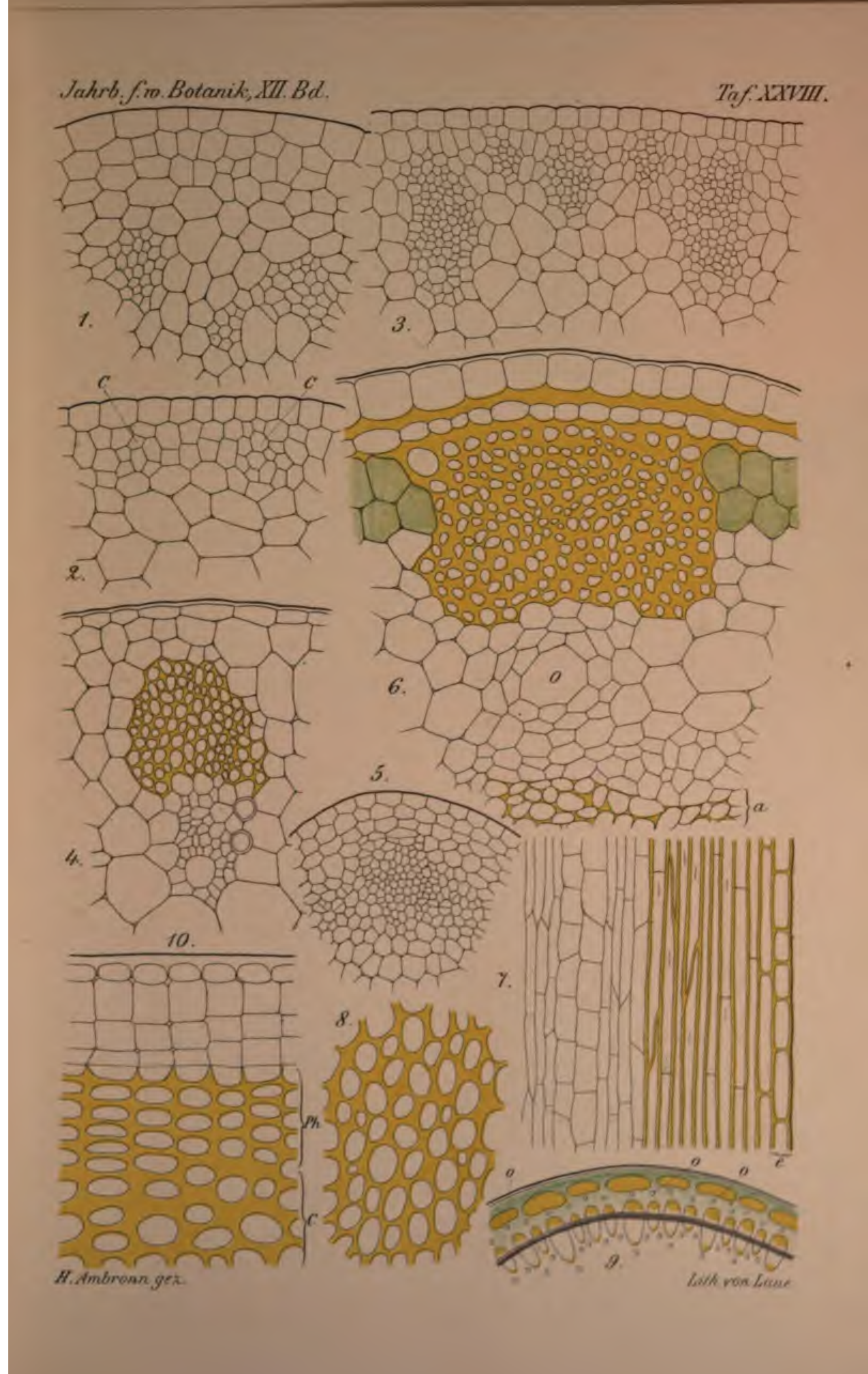
Fig. 6.

Fig. 7.

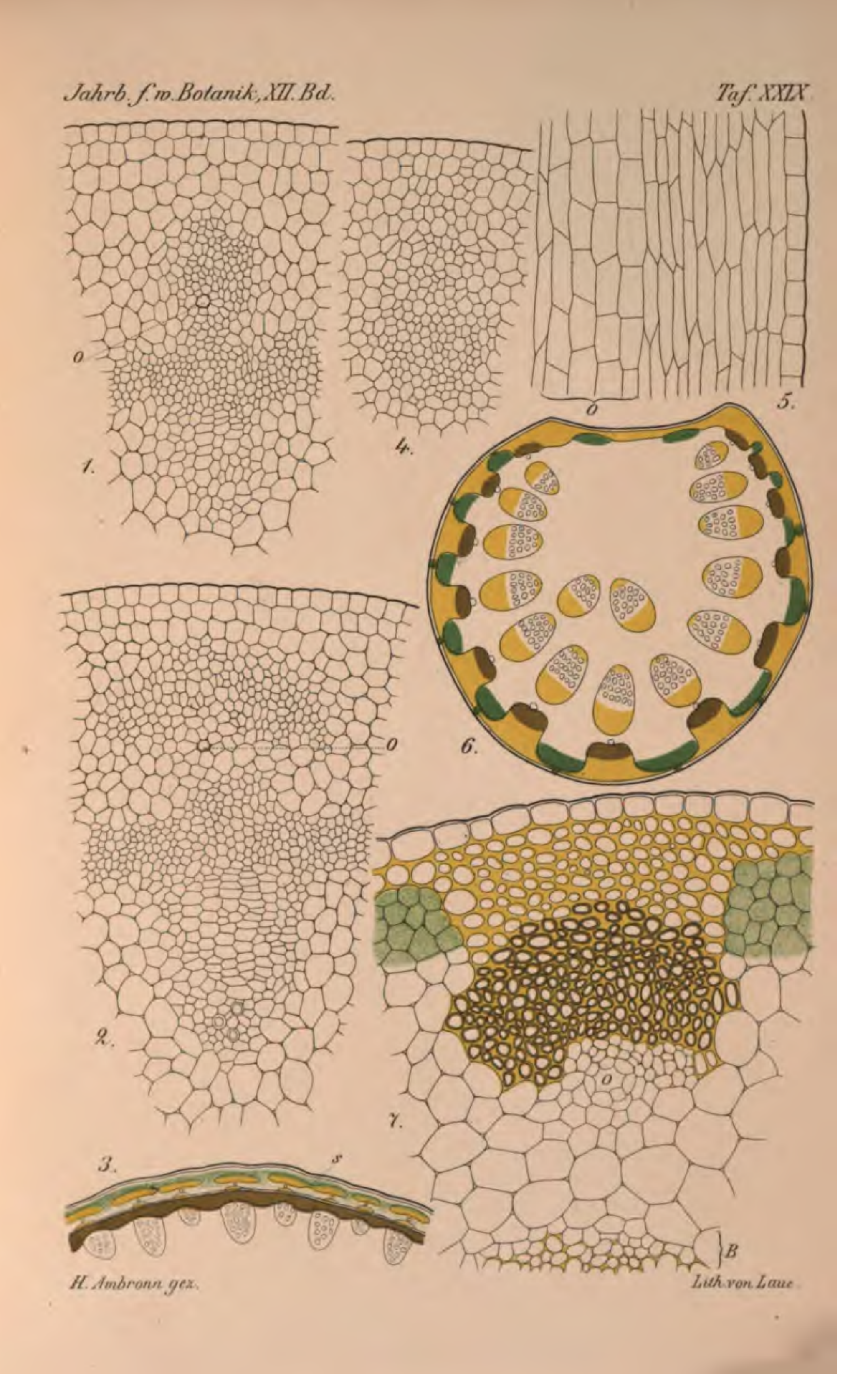
Fig. 8.

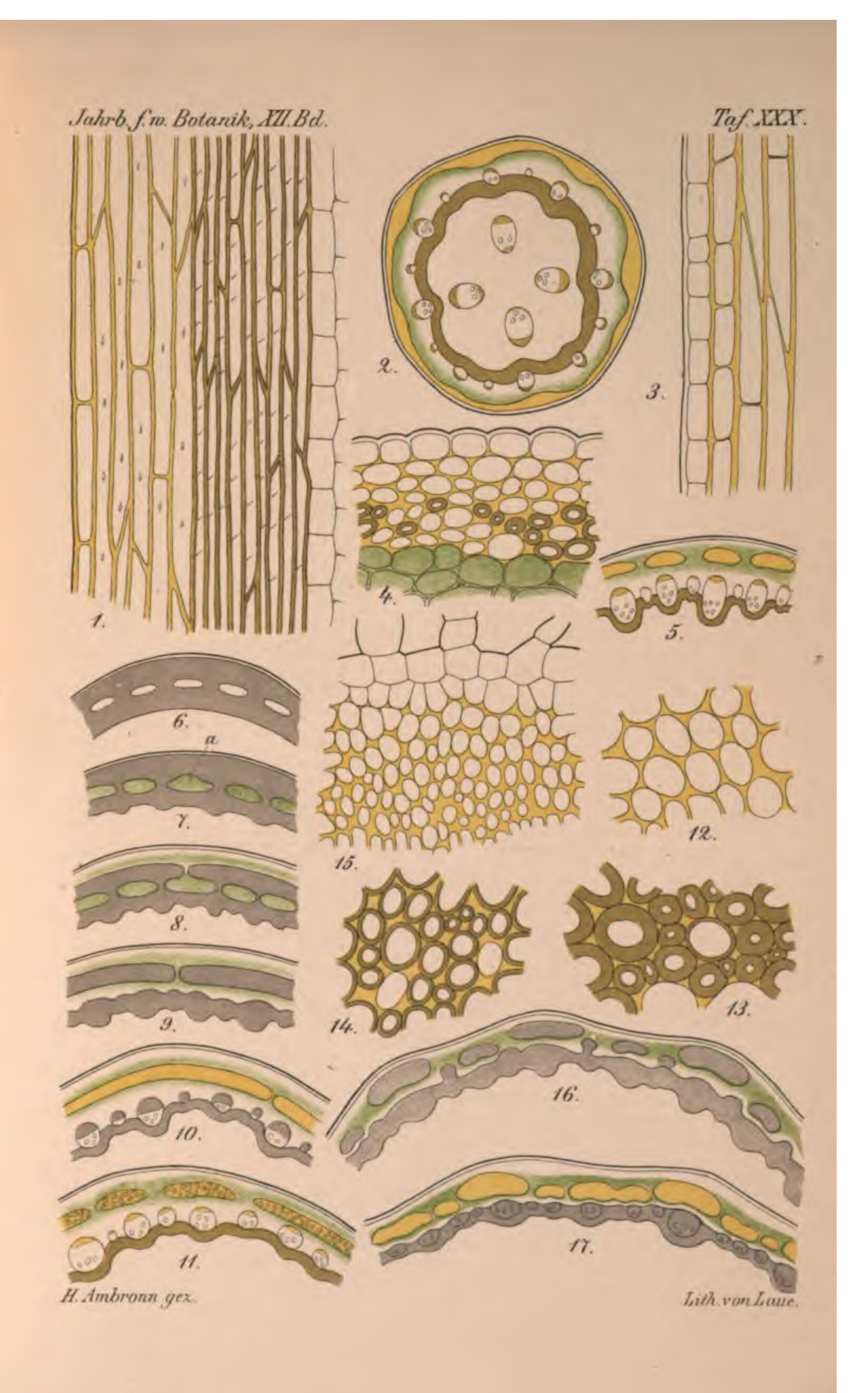
Fig. 9.

Lith. von Laue

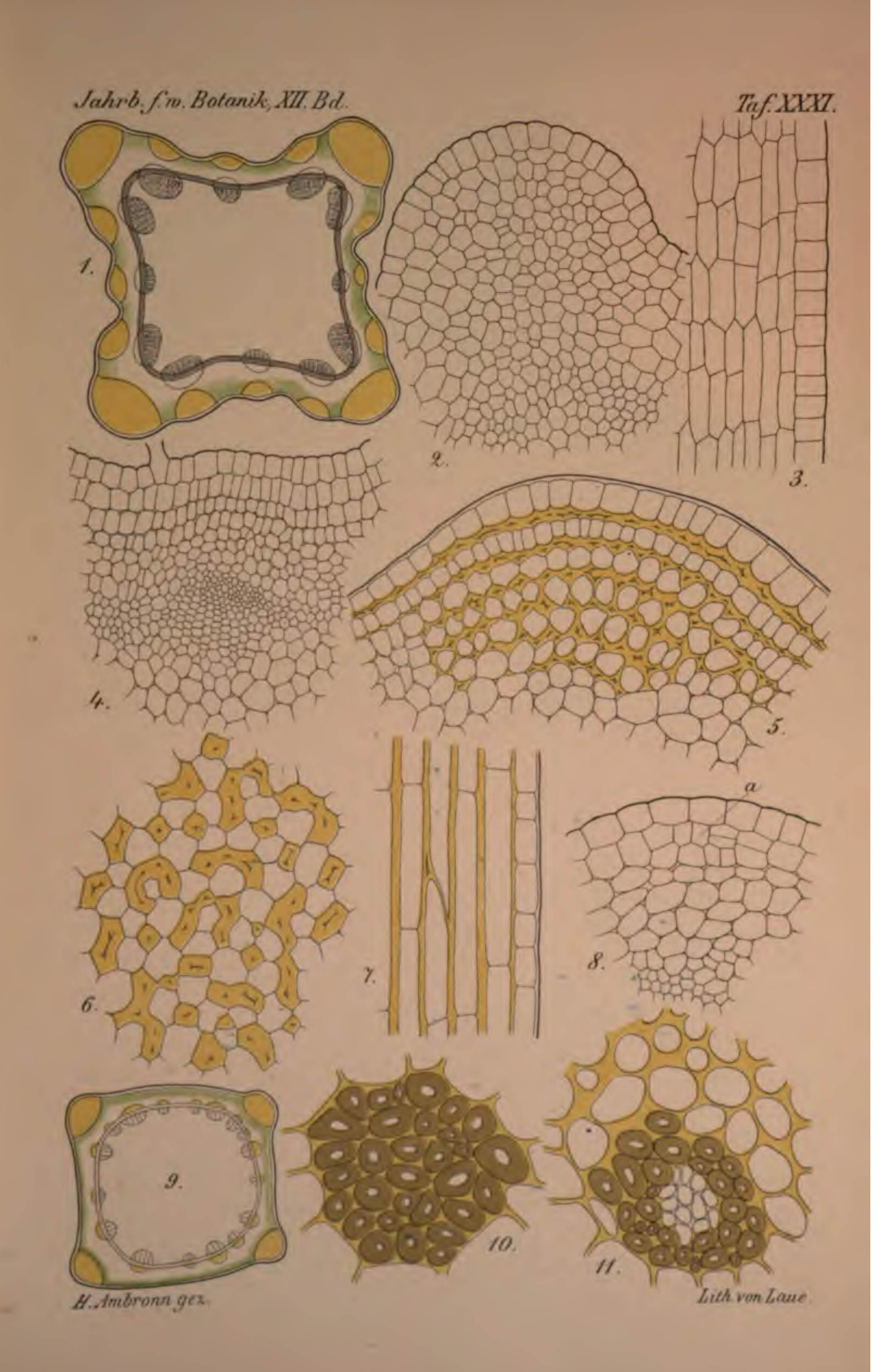


H. Ambronn gez.   Lith. von Laue

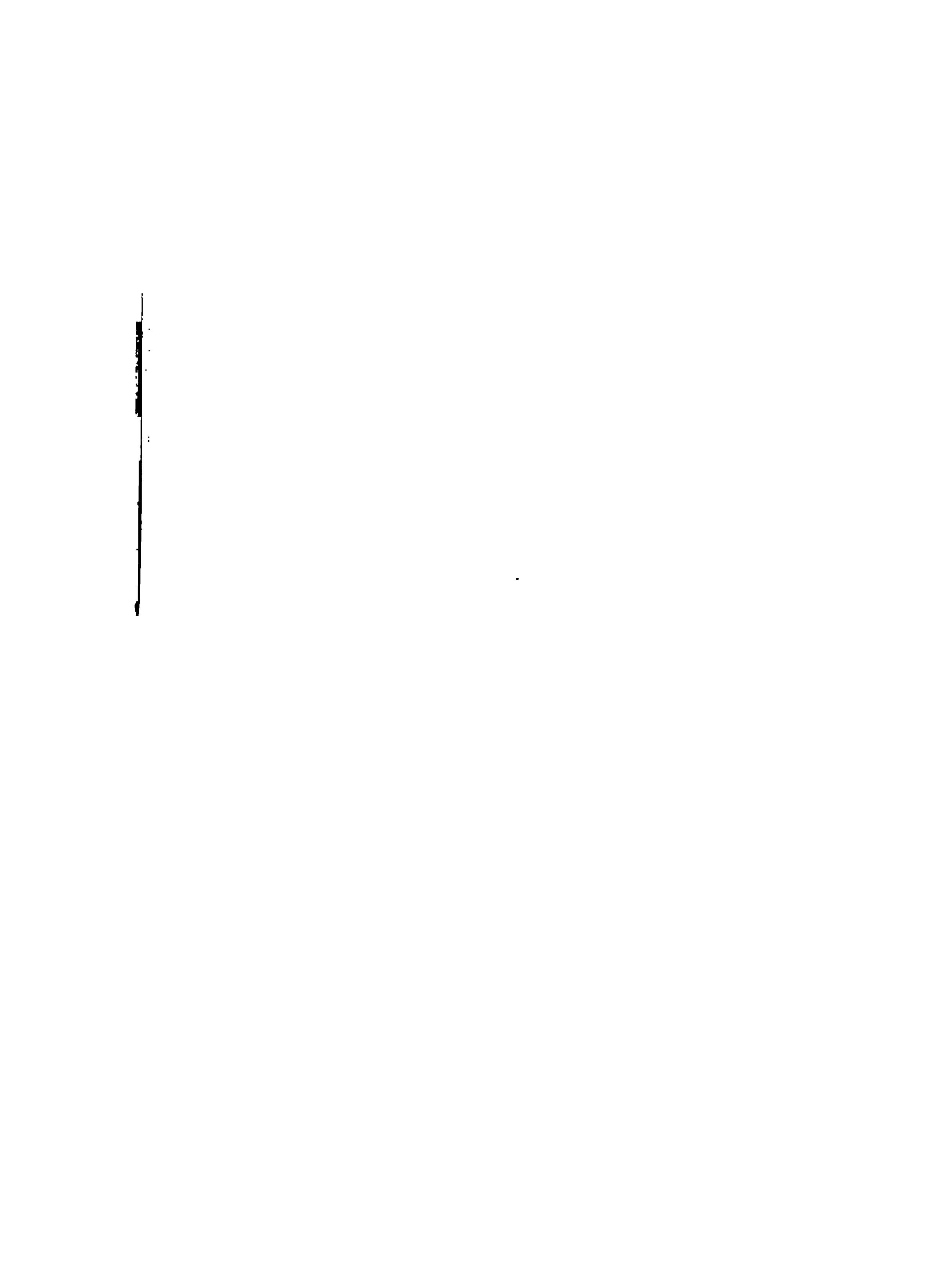

Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXIX
o
1.
4.
5.
6.
2.
3.
s
7.
B
H. Ambronn gez.
Lith. von Laue

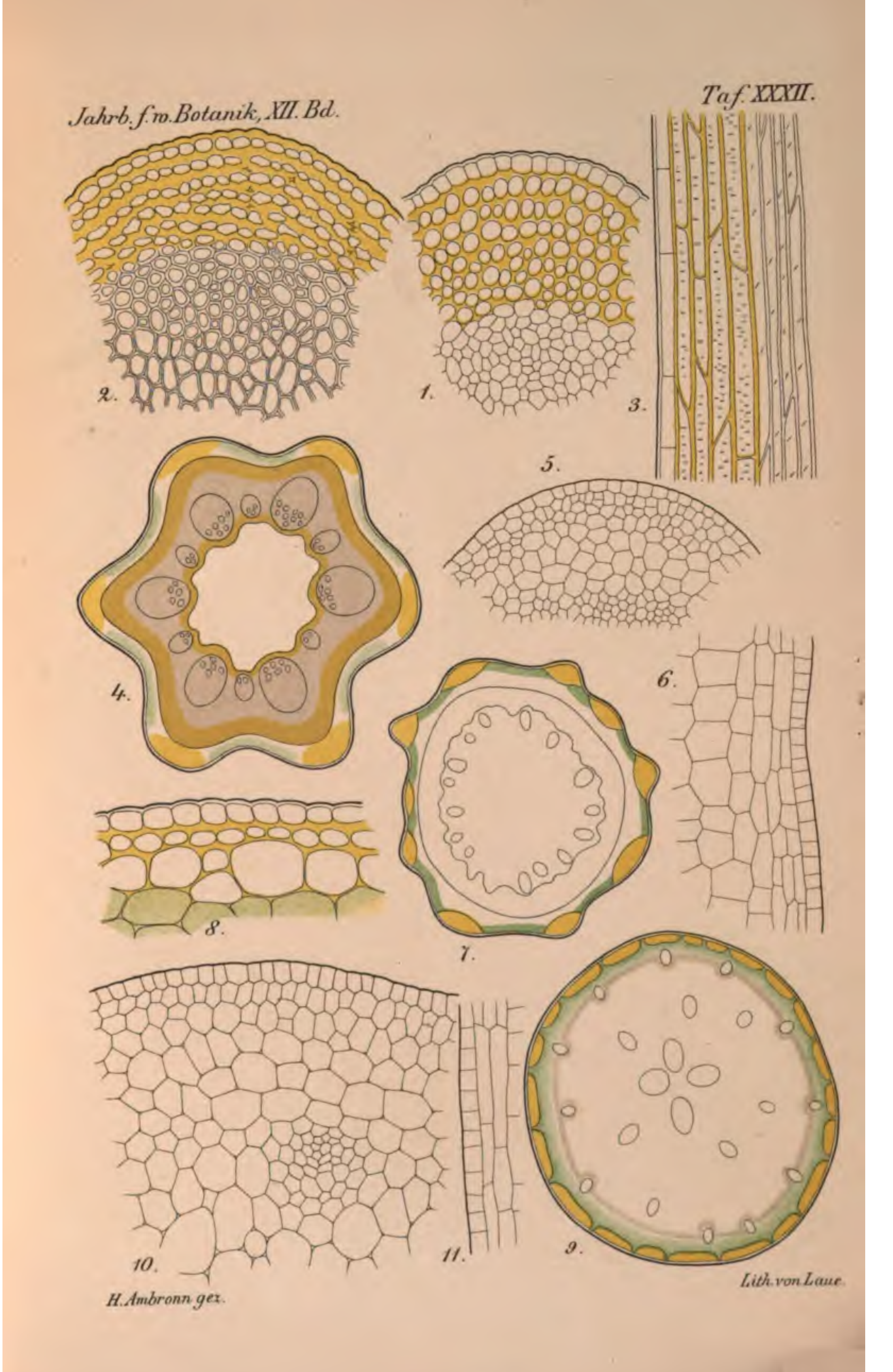


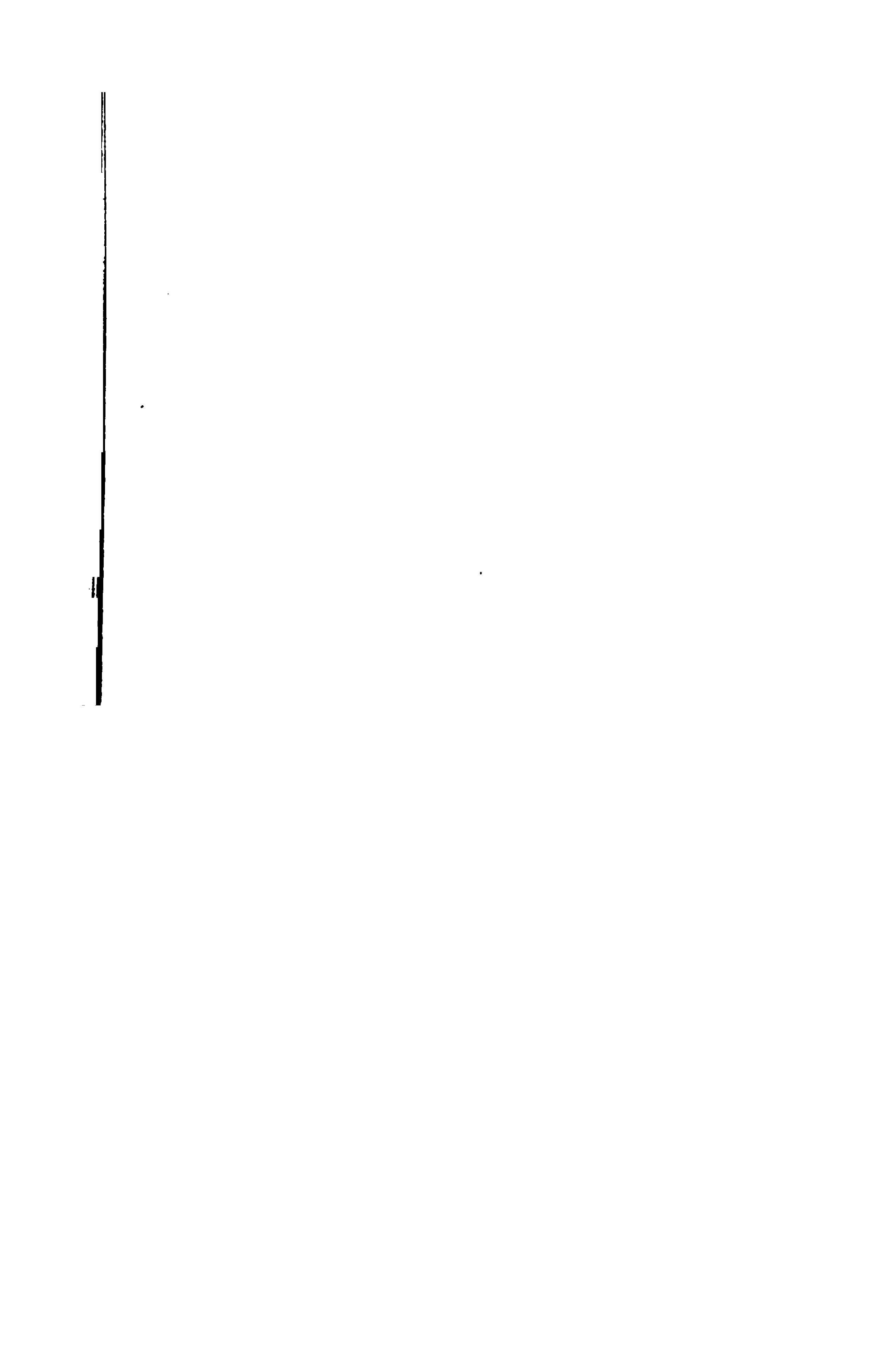
Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXX.
1.
2.
3.
4.
5.
6.
a
7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
16.
17.
H. Ambronn gez.
Lith. von Laue.

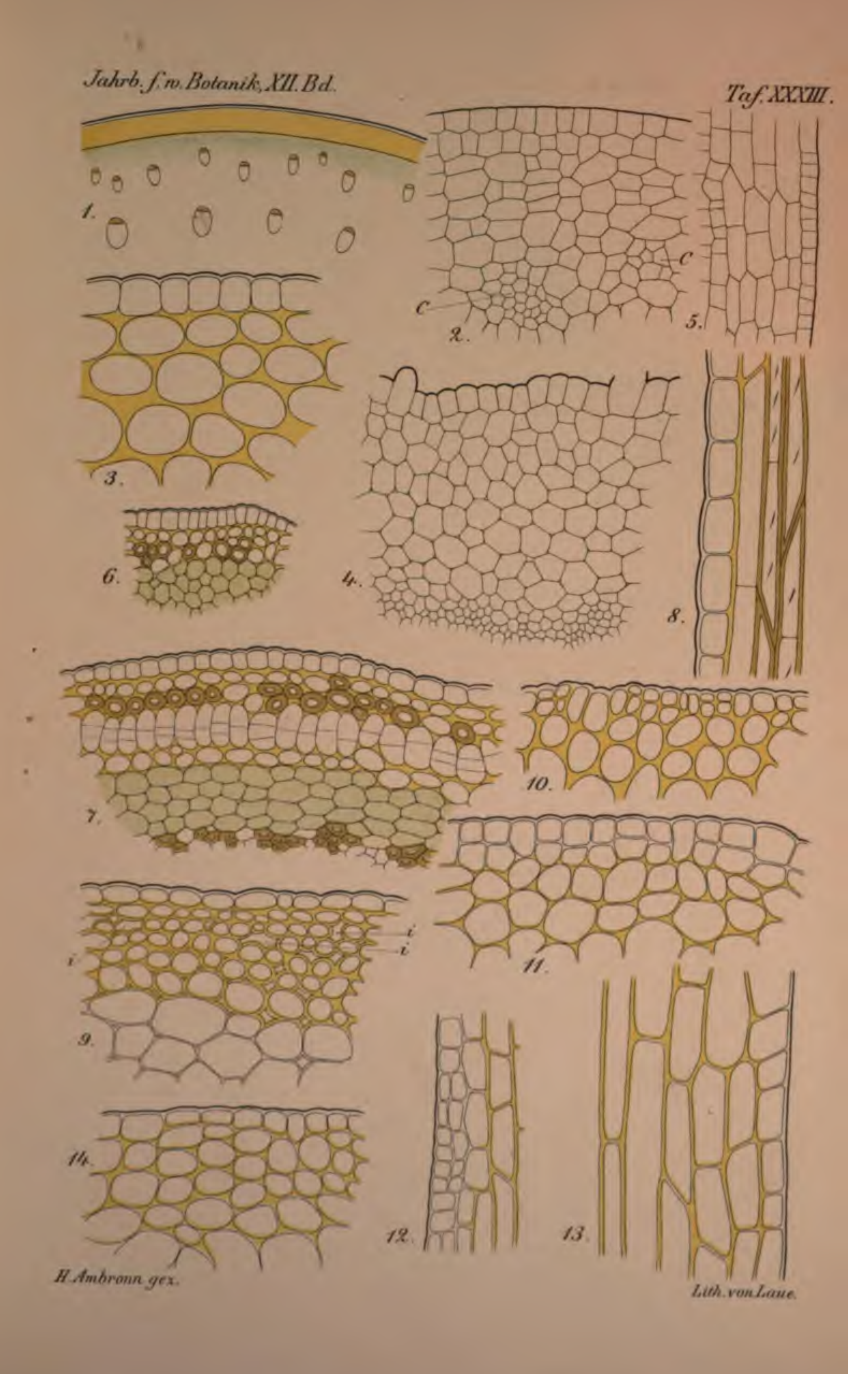


H. Ambronn gez. Lith. von Laue.



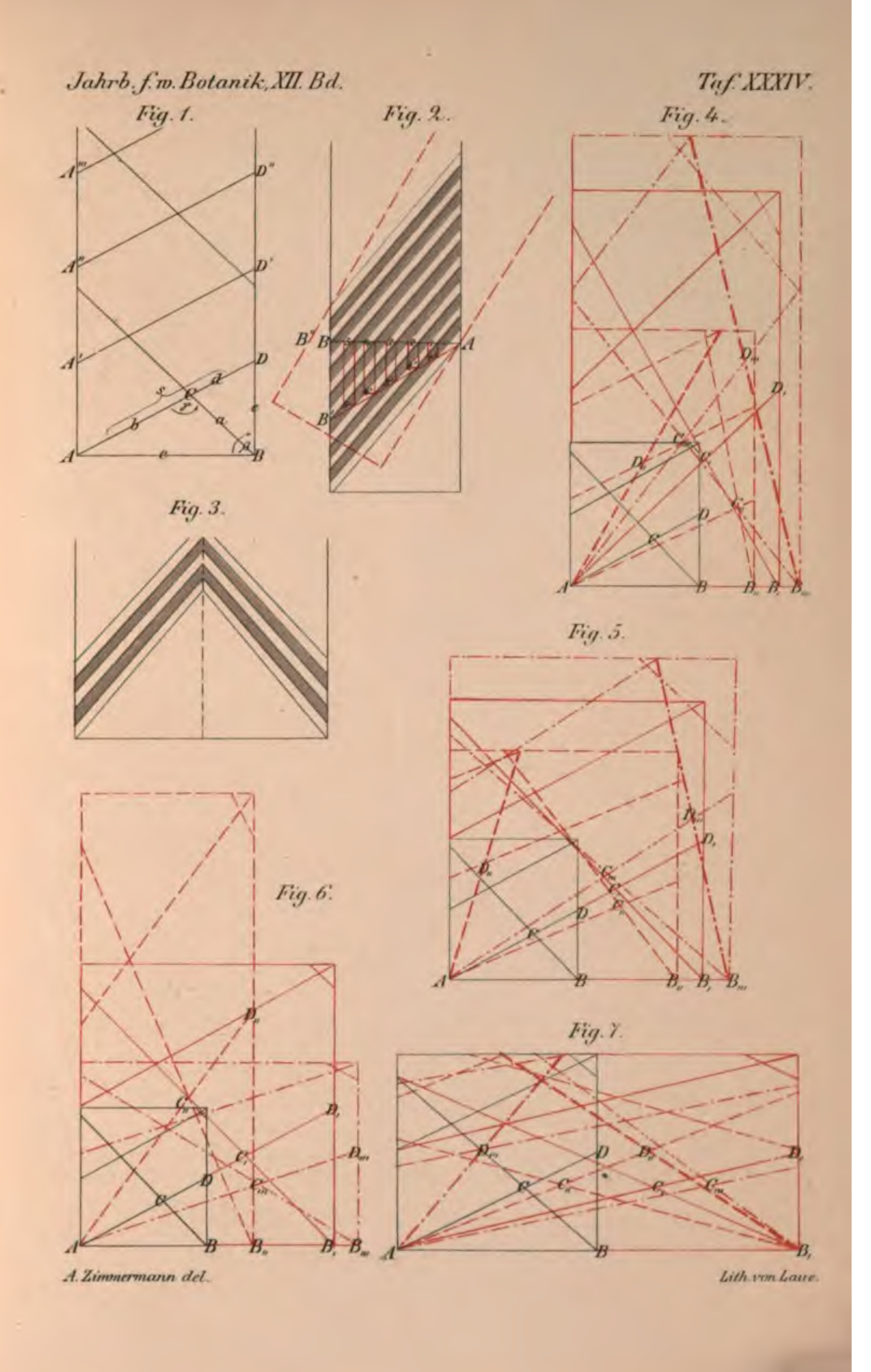

Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXXII.
2.
1.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
9.
10.
11.
H. Ambronn gez.
Lith. von Laue.

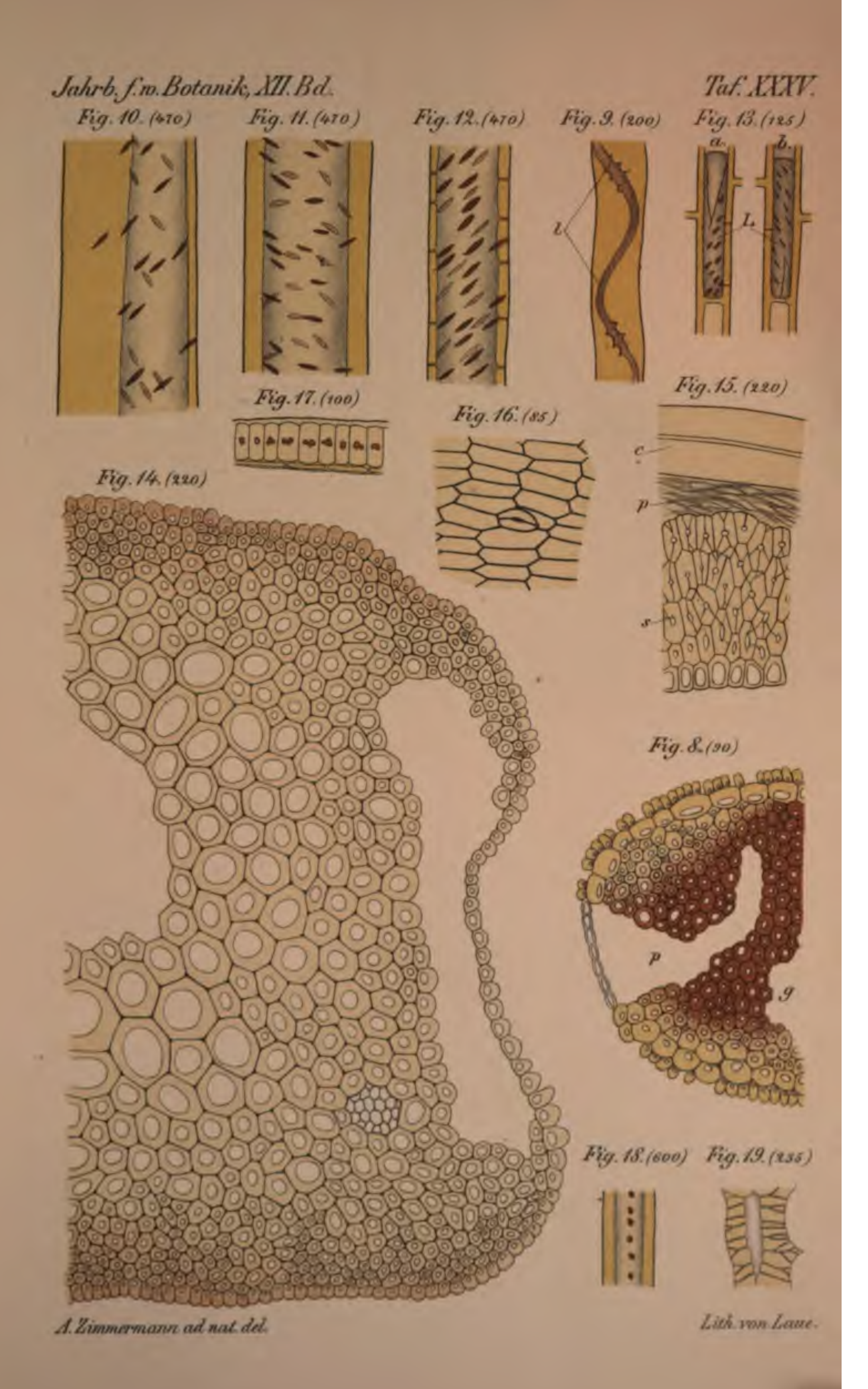




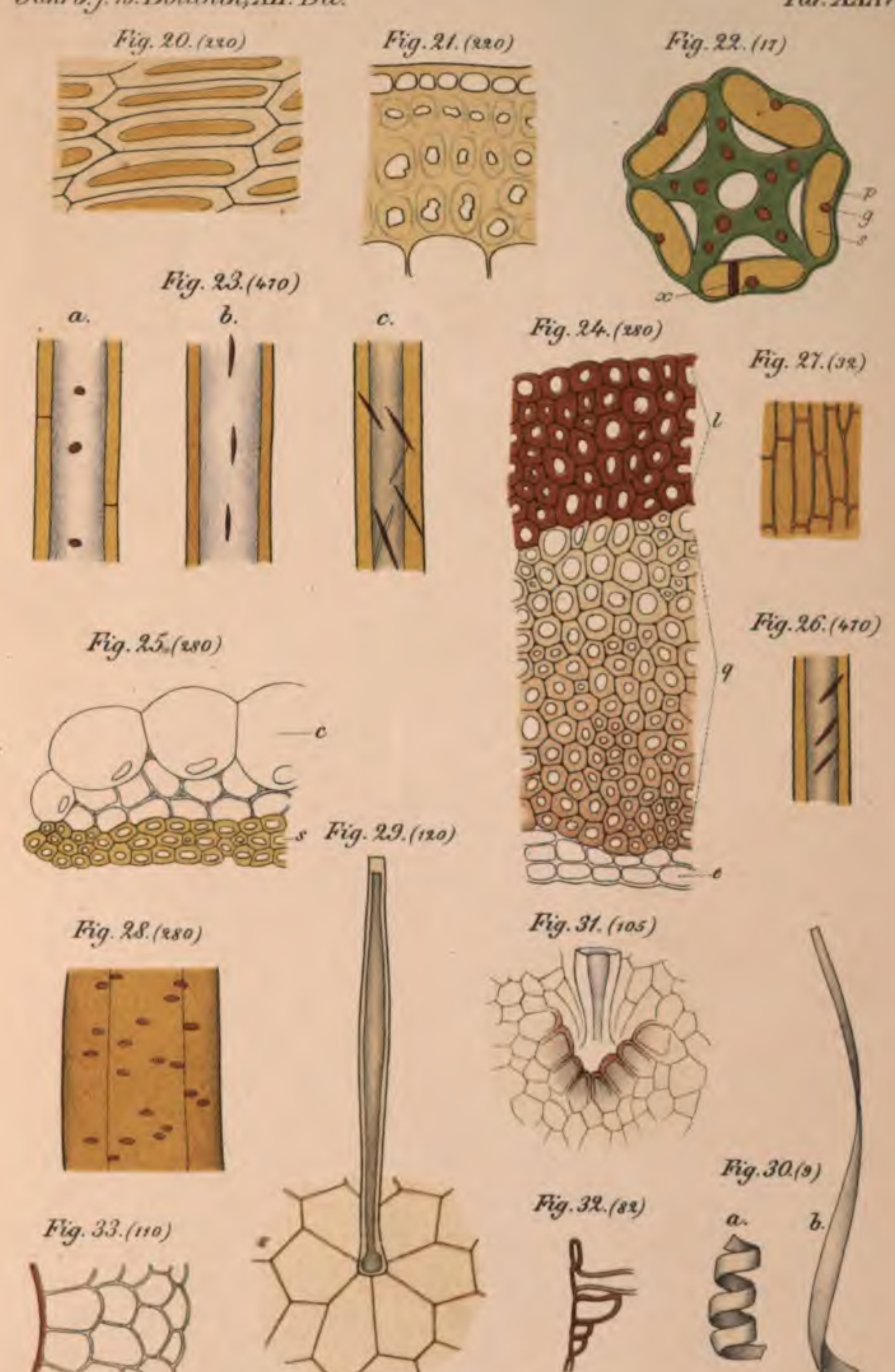
H. Ambronn gez.

Lith. von Laue.


Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXXIV.
Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
A. Zimmermann del.
Lith. von Laue.



Jahrb. f. w. Botanik, XII. Bd.
Taf. XXXV.
Fig. 10. (410)
Fig. 11. (410)
Fig. 12. (410)
Fig. 9. (200)
Fig. 13. (125)
a.
b.
l
L.
Fig. 17. (100)
Fig. 16. (85)
Fig. 15. (220)
c
p
s
Fig. 14. (220)
Fig. 8. (90)
p
g
Fig. 18. (600)
Fig. 19. (235)
A. Zimmermann ad nat. del.
Lith. von Laue.



A. Zimmermann ad nat. del.

Lith. von Laue.



